This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

**Usage guidelines**

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

**About Google Book Search**

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

BUHR B
a39015 00004479 5b

SCIENCE LIBRARY
QL
1
.N22

Digitized by Google

Digitized by Google

# MITTHEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

**15. BAND.**

MIT 30 TAFELN UND EINER ABBILDUNG IM TEXT.

BERLIN,
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.
1902.

Digitized by Google

Digitized by Google

# Inhalt des fünfzehnten Bandes.

## Erstes und zweites Heft.

Ausgegeben den 9. Juli 1901.


Seite

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 18. Die Occipitalsomite bei verschiedenen Selachier-Embryonen. — Thatsächliches. — 19. Vagus und Lateralis bei Selachier-Embryonen. — 20. Die Schwannschen Kerne, ihre Herkunft und Bedeutung. Erwiderung an A. von Kölliker. — 21. Theoretisches über Occipitalsomite und Vagus. Competenzconflict zwischen Ontogenie und vergleichender Anatomie. Von A. Dohrn. (Mit Taf. 1—15.) . . . . . 1


## Drittes Heft.

Ausgegeben den 31. December 1901.


Il fegato dei Molluschi e le sue funzioni. Ricerche prevalentemente microscopiche. Per Paolo Enriques. (Con le tavole 16—18.) . . . . . 281

La pseudogamia osmotica nel Dentalium entalis L. Nota I. Per V. Ariola. 408

Le pesche pelagiche abissali eseguite dal Maia nelle vicinanze di Capri. Relazione di Salvatore Lo Bianco. (Con una carta topografica [tav. 19].) . . . . . 413


## Viertes Heft.

Ausgegeben den 29. December 1902.


Die Bedeutung des Ganglions bei Ciona intestinalis. Von R. Magnus. (Mit einer Figur im Text.) . . . . . 483

Contribution à l'étude de l'Appareil vasculaire de l'Amphioxus. Circulation des parois du corps. Par Robert Legros. (Avec les planches 20 à 23.) 487

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 22. Weitere Beiträge zur Beurtheilung der Occipitalregion und der Ganglienleiste der Selachier. Von Anton Dohrn. (Mit Tafel 24—30.) . . . . . 555

Über eine neue Gruppe von Schwefelbacterien und ihren Stoffwechsel. Von Alexander Nathansohn. . . . . 655


Digitized by Google

Digitized by Google

# Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

**Anton Dohrn.**

»Und aber nach fünfhundert Jahren
»Kam ich desselbigen Wegs gefahren.«
Rückert.

Mit Tafel 1—15.

## 18. Die Occipitalsomite bei verschiedenen Selachierembryonen. Thatsächliches.

### Einleitung.

Es herrscht eine seltene Übereinstimmung bei den verschiedenen Autoren, welche die Embryologie der Selachier bearbeitet haben, in der Angabe, dass die Urwirbelbildung in der späteren Occipitalgegend anfange, von dort erst caudalwärts, danach rostralwärts fortschreite, und dass die Größe der Urwirbel rostralwärts zunehme. Man hat sich ebenso übereinstimmend damit begnügt, diese vermeintliche Thatsache zu betonen, ohne zu fragen, ob in derselben irgend ein tieferer Grund zu erkennen sei — offenbar war man von vorn herein geneigt, an eine Congruenz der Mesomerie mit der Branchiomerie zu glauben, wie sie ja seit Jahren von der vergleichenden Anatomie gelehrt und auch noch heute mehr oder weniger bestimmt festgehalten wird; über die etwas complicirten Verhältnisse des Vorderkopfes aber tröstete man sich mit dem Zweifel, dass auf ihn überhaupt die Metamerie keine Anwendung finde — auch darin der alten Lehrmeisterin folgend, die den ehrwürdigen Begriff des Primordialcraniums nicht leichten Herzens aufgeben wollte, dann aber, als sie schließlich den andrängenden Argumenten der Ontogenie weichen musste, sich eine zweite Vertheidigungslinie schuf in der Doctrin der paläocranialen und neocranialen Bestandtheile des Kopfes.

Van Wijhe, in gewissem Sinne der Vater der modernen Somitlehre des Wirbelthierkopfes, sprach als ersten Satz seiner Doctrinen aus (1 pag. 4): »Zum Beweise, dass die Somite des Kopfes denen



Digitized by Google

des Rumpfes gleichzustellen sind, führe ich an: 1) dass die Länge der Somite sich im ganzen Körper gleich verhält. Diese Länge nimmt vom Schwanz, wo die Somite am kürzesten sind, allmählich zu, so dass das zweite Kopfsomit länger ist, als eins der folgenden. Das erste macht eine Ausnahme, denn es ist verhältnismäßig sehr kurz, wenigstens wenn man seine vordere Verlängerung nicht mitrechnet.«

Abgesehen von der Frage, ob ein gleiches Verhalten der Somitlänge im ganzen Körper einen wirklichen Beweis für die Gleichstellung derselben abgebe, fällt sofort die von VAN WIJHE selbst gesetzte Ausnahme des ersten Somits auf, und die Betonung der relativen Zunahme der Somitlänge von hinten nach vorn. Prüft man aufmerksam den Thatbestand an Embryonen der verschiedenen Selachier-Arten und derselben Arten in verschiedenen Stadien, so wird die VAN WIJHE'sche Position dieses Satzes schon bei oberflächlichem Augenschein zweifelhaft erscheinen, denn die Somite des Schwanzes und des Rumpfes sind bei Embryonen von 3—10 mm Länge in den meisten Fällen beträchtlich kleiner, als die sogenannten Occipitalmyotome, und vergleicht man gar die Somitbildung der *Torpedo*-Embryonen am Kopf, wie sie zuerst durch mich und danach durch KILLIAN (2) und SEVERTZOW (3) festgestellt worden ist, so ergiebt sich ein geradezu umgekehrtes Verhältnis.

Nun hängt freilich die Feststellung der Zahl dieser Kopfsomite von den Kriterien ab, die der jeweilige Beobachter anwendet; während frühere Autoren und von den speciellen Ontogenetikern der Selachier in neuerer Zeit noch RABL (4) dem Vorderkopf überhaupt jede Somitbildung absprechen, sind die meisten Anderen sehr verschiedener Auffassung über die Anzahl der metaotischen eben so wie der prootischen Metameren — es scheint aber immerhin doch möglich, über ein gewisses Minimum der in die Bildung des Wirbelthierkopfes aufgegangenen Somite zu einer Übereinstimmung zu gelangen, wenn es auch vielleicht nicht gelingen wird, das Maximum festzustellen[1].

Müsste es aber bei einer solchen Relativität sein Bewenden haben,

[1] Wenn ich Abstand davon nehme, auf die in dem letzten Decennium erschienene umfangreiche Litteratur, die sich mit dem »Kopfproblem« beschäftigt, in der vorliegenden Publication einzugehen, so geschieht es, weil eine solche Discussion erst fruchtbringend ausfallen kann, wenn ich die in Vorbereitung begriffene Arbeit über den Vorderkopf beendet haben werde. An dieser Stelle beschäftigen mich nur einige wenige ontogenetische Arbeiten, hauptsächlich aber eine Auseinandersetzung mit den Resultaten, Doctrinen und dem principiellen Standpunkt der vergleichenden Anatomie.

Digitized by Google

so wird es gewiss wichtig sein, besonderen Nachdruck auf die Ermittelung der Gründe zu legen, die zwar ein Minimum, aber kein Maximum festzustellen erlauben — und dadurch den Geheimnissen des morphogenetischen Geschehens bei der Bildung des Kopfes an der Hand der beobachtbaren ontogenetischen Processe näher zu treten.

Schon in der 15. Studie, in welcher ich zuerst die sehr viel größere Zahl der Kopfsomite der *Torpedo*-Embryonen hervorhob, deutete ich in einer Anmerkung auf pag. 339 an, »dass auch hinter der Ohrblase Somitverschmelzung stattfindet und dass bei den einzelnen Selachiern in dieser Beziehung Verschiedenheiten existiren«. Da nun in den letzten Jahren von der vergleichenden Anatomie ein ganz besonderer Nachdruck auf die Feststellung der Zahl, Lagerung, Innervirung etc. der sog. Occipitalsomite gelegt und darauf weitgreifendste Lehren gegründet worden sind, so habe ich es für geboten gehalten, an einem möglichst umfangreichen Material die einschlägigen Thatsachen der Selachierontogenese festzustellen, darauf gestützt aber eine Kritik der Lehren zu unternehmen, welche von der vergleichenden Anatomie mit dem wiederholt ausgesprochenen und nachdrücklich betonten Anspruch hingestellt worden sind, bei schwierigen morphologischen und phylogenetischen Problemen eine zuverlässigere Führerin zu sein, als die Ontogenie.

Und da von FÜRBRINGER, der am lautesten diesen Anspruch erhebt, zugleich auch die bei Weitem vorzüglichste und ausgeführteste Monographie »über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie« (5) herrührt, so habe ich für meine eigene Arbeit, und um das Verständnis zu erleichtern, die Benennungsweise angenommen, die von FÜRBRINGER zur Bezeichnung derjenigen Somite und Nerven angewandt wird, um deren morphologisch richtige Deutung eben gerungen wird, und bezeichne die spino-occipitalen Somite und ihre zugehörigen Nerven mit den Buchstaben des rückläufigen Alphabets: $x$, $y$, $x$, $w$ etc. etc. Diese FÜRBRINGER'sche Bezeichnungsweise ist vor mir schon von BRAUS (6) adoptirt worden in seinen »Beiträgen zur Entwicklung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. I. Die metotischen Urwirbel und spino-occipitalen Nerven«. Diese Arbeit von BRAUS ist für das behandelte Problem eben so wichtig, wie die FÜRBRINGER'sche, weil sie bereits den Weg der Ontogenese beschreitet und auf demselben zu anscheinend bedeutungsvollen, wenn auch, wie ich zu erweisen hoffe, weder abschließenden noch auch endgültigen Resultaten gelangt ist.



Digitized by Google

Meine ontogenetischen Untersuchungen haben sich über ein ziemlich vollständiges Material von *Mustelus laevis* und *vulgaris*, *Torpedo ocellata* und *marmorata*, *Pristiurus*, *Scyllium canicula* und *catulus* und über weniger vollständige, zum Theil nur einzelne Stadien darstellende Schnittserien von *Acanthias*, *Scymnus*, *Centrina* und *Raja asterias* erstreckt. Auch ist es mir vergönnt gewesen, einige Embryonen von *Heptanchus cinereus* zu untersuchen, in der Größe zwischen 7—23 mm; leider ist ihre Conservirung nicht so gelungen, wie es wünschenswerth gewesen wäre; immerhin geben sie über manchen zweifelhaften Punkt Aufschluss, enttäuschen aber über vieles Andere, was man herkömmlicher Weise von den Notidaniden als den »primitivsten Formen« erwartete.

Die Darstellung meiner eigenen Befunde beginne ich mit der Beschreibung der Somitbildung bei den beiden Arten von *Mustelus*, als den klarsten Vertretern des einen Typus der Occipitalurwirbelbildung, und weil sich dieser Typus eng an die Verhältnisse anschließt, welche Braus von *Spinax niger* geschildert hat. Leider habe ich Embryonen dieses eben genannten kleinen Selachiers nicht erhalten: obwohl das Thier in Neapel durchaus nicht selten ist, gehören seine Embryonen doch zu den Desideraten, die auch eine so gut ausgestattete Anstalt wie die Zoologische Station zu beheben nicht im Stande gewesen ist.

Um die Nachprüfung meiner Angaben zu erleichtern, habe ich vielfach die Präparate meiner Sammlung angegeben, welche hier in Neapel von Jedermann eingesehen werden können.

## A. *Mustelus laevis.*

Bei *Mustelus laevis* sieht man die Urwirbelbildung eines in Sagittalschnitte zerlegten Embryos von 1,3 mm (XXVIII 626) bereits so weit im Gange, dass fünf Urwirbel auf der hinteren Hälfte des Körpers deutlich von einander geschieden sind. Der vorderste dieser fünf Urwirbel liegt etwa gerade auf der Mitte zwischen Kopf- und Schwanzende des Embryos, ist der längste derselben und scheint es auch zu bleiben bei der späteren Zunahme der Zahl der Urwirbel caudalwärts, und so lässt er sich feststellen als derjenige Occipitalurwirbel, welcher nach der Terminologie Fürbringer's und Braus' mit dem Buchstaben *u* bezeichnet werden müsste, weil der letzte Ast des Vagus resp. der caudale Rand der Vagusplatte in späteren Stadien über den gleichnamigen Urwirbel außen hinweg

Digitized by Google

zieht, und auf ihn noch fünf weitere Occipitalurwirbel folgen, ehe die an sich kleineren Rumpfurwirbel anfangen, von denen aus später die Vorniere ihren Ursprung nimmt.

Der Urwirbel *u* ist also bei Beginn der Segmentation des Mesoderms der erste und größte, deutlich isolirte Urwirbel. Vor ihm sieht man mit vollkommener Deutlichkeit einen noch größeren Mesodermabschnitt *t* von durchaus urwirbelartiger Structur liegen — nur ist er an seiner vorderen Grenze nicht frei, vielmehr mit dem daran stoßenden Mesoderm continuirlich verbunden. Aber die Disposition der Zellen und Kerne und die Höhle im Inneren lassen keinen Zweifel daran bestehen, dass es sich um einen urwirbelartigen Abschnitt handelt. Seine Verbindung mit dem Mesoderm des Vorderkopfes lässt noch deutlich an der Configuration seiner Zellen die virtuelle Grenze seines Vorderrandes erkennen, de facto setzen sich aber an dieselbe nach vorn hin ähnliche Abschnitte des Mesoderms an, die aber nicht mehr so bestimmt abgegrenzt oder gar oval geformt sind. Das ganze vordere Mesoderm ist vielmehr eine zusammenhängende, aus unregelmäßig gelagerten Zellen bestehende Masse, welche indess dorsal, ventral und medial eine Menge mehr oder weniger flache Einschnitte erkennen lässt, zwischen denen die Zellen so angeordnet sind, dass sie bald hier bald dort die eigenthümlich concentrische Anordnung der Urwirbelwandungen andeuten, aber meist in sehr viel kürzeren Abschnitten, als jene eben beschriebenen Occipitalurwirbel *u* und *t*. Caudalwärts folgen auf *u* die vier Urwirbel *v*, *w*, *x*, *y*, von denen *w* eben so groß wie *v* ist, während *x* etwas kleiner und *y* noch etwas kleiner ist. Nach *y* ist das Mesoderm caudalwärts noch nicht segmentirt.

Bei einem um wenig größeren, gleichfalls sagittal geschnittenen Embryo (XXVIII 625) (Taf. 1 Fig. 1—9) kann man bereits eine weiter reichende Differenzirung erkennen. Nicht nur ist caudalwärts der Urwirbel *z* und der Urwirbel 1 abgetrennt worden, sondern auch frontalwärts sind wesentliche Veränderungen aufgetreten. Vor *u* befindet sich ein ganz kleines, mit *u* in Contact stehendes Klümpchen Mesodermzellen, das zwar zugleich auch mit *t* in Contact steht, aber dennoch den Eindruck eines ganz kleinen, selbständigen Urwirbels macht, der indess, so zu sagen, in Gefahr steht, von *u* oder *t* annectirt zu werden. *t* seinerseits hat sich entweder getheilt, oder es hat sich ein kleineres *t* und ein eben so großes *s* aus dem Mesoderm des Vorderkopfes differenzirt, denn es zeigen sich zwei deutliche, ovale Urwirbel vor *u*, von denen der

Digitized by Google

vordere, *s*, seinerseits wieder mit der unvollkommen gegliederten, aber auch hier wieder deutliche Urwirbelcharaktere verrathenden vorderen Mesodermpartie verbunden ist. Charakteristisch für dieses Stadium ist aber ganz besonders die vorderste Partie des Kopfmesoderms. Bekanntlich verbreitert sich bei so jungen Selachier-Embryonen der Vorderkopf sehr viel mehr, als der mittlere Theil des Embryos, und bildet die sog. Kopflappen, deren Hauptbestandtheil die Medullarplatte ist, welche bei dem vorliegenden Embryo noch keine Spur von jener seitlichen Umbiegung erkennen lässt, welche den Anfang zur Herstellung des Medullarrohres bildet. Unter dieser breiten Medullarplatte liegt die vorderste Partie des Kopfmesoderms, aus welcher später die sog. Mandibularkopfhöhle sich bildet. In dem vorliegenden Stadium ist dieser Theil des Kopfmesoderms noch gerade ausgestreckt und zeigt keinerlei Beugung oder Knickung. Während dieselbe Partie bei dem vorigen Embryo mit fünf Urwirbeln aber eine einfache ungegliederte Platte war, die nur eine undeutliche Scheidung in dorsale und ventrale Zellschicht erkennen ließ, ist hier bereits eine innere Höhle aufgetreten, die sich von den eigentlichen Urwirbelhöhlen nur dadurch unterscheidet, dass sie sehr viel länger ist, an ihrer dorsalen Begrenzung aber die Spuren einer Gliederung in mehrere, kleinere, bogenförmige Abschnitte erkennen lässt. Jeder dieser bogenförmigen Abschnitte zeigt etwa die Länge eines der kleineren Occipitalurwirbel; die Gesammtlänge der Höhle dieses vordersten Mesodermabschnittes weist vier solcher Bogen auf; vergleicht man denselben mit *u* und *v*, so zeigt sich ihre Gesammtlänge derjenigen beider genannten Occipitalurwirbel zusammengenommen gleich. Zwischen dieser vordersten Höhle und den Occipitalurwirbeln *t* und *s* befindet sich die undeutlich geschiedene Masse des Mesoderms, welche in diesem Stadium weder bestimmte Beziehungen zu den aus ihr hervorgehenden späteren Gebilden zeigt, noch auch erkennen lässt, welche ihrer Abschnitte sich regressiv umgestalten.

Es mag noch hervorgehoben werden, dass man auf den der Mittellinie resp. der bereits durch die ganze Länge des Embryos deutlich erkennbaren Chorda nahe gelegenen Schnitten vor dem eben erwähnten, in vier bogenförmige Theile gegliederten Abschnitte des Mesoderms noch weitere Mesodermzellen findet, welche aber mit dem Entoderm und der Chorda noch in inniger Verbindung stehen. Wer diese Verhältnisse kennt, weiß, dass diese Zellen den Anfang der späteren Prämandibularhöhlen bilden, die aber erst in viel späterer Zeit zu specifisch gestalteten Gebilden sich differenziren.

Digitized by Google

Caudalwärts sind auf diesem Stadium schon zwei weitere Somite gebildet, *x* und 1, und man erkennt noch zwei weitere, die aber noch nicht aus der Gesammtmesodermmasse sich losgelöst haben.

Ein Embryo mit elf Urwirbeln (XXVIII 630) (von *t* an caudalwärts gerechnet) ist im Allgemeinen noch mit dem vorhergehenden übereinstimmend — nur erkennt man, dass die Medullarplatte an dem ganzen von *t* nach hinten gehenden Körperabschnitt sich seitlich aufrichtet und zum Zusammenschluss als Rohr anschickt. Kopfwärts dagegen bleiben die breiten Kopflappen unverändert flach liegen, die Höhle der vordersten Mesodermpartien zeigt sich aber etwas erweitert.

Der nächst ältere Embryo (XXVIII 623) (Taf. 1 Fig. 11), den ich besitze, ist beträchtlich weiter entwickelt, als der vorige, so dass ich leider wesentliche Zwischenstadien nicht beschreiben kann. Das ganze Medullarrohr ist bereits fertig geschlossen, der vordere Neuroporus ist zwar noch deutlich durch seine trichterförmige Vertiefung zu unterscheiden, aber der Process der Hirnbeuge ist schon im Gange, und zwei Kiemensäcke sind, freilich noch mit breiter Basis, im Begriff sich zu differenziren. Vom Urwirbel *t* an caudalwärts zähle ich 16 Somite. Von diesen sind die mit *t* und *u* bezeichneten die größten; ob ich das Recht habe, sie als *t* und *u* zu bezeichnen, lasse ich dahingestellt, da es auch möglich ist, dass *s* und *t* die rechten Bezeichnungen sind; es ist aber bei so jungen Stadien oft ganz unmöglich, mit Sicherheit die einzelnen Somite zu benennen. Vor *t* bemerkt man noch weitere urwirbelartige, lang ausgezogene Mesodermabschnitte, die eine schmale Höhle zeigen, welche sich beinahe ununterbrochen bis an die vorderste Partie des Kopfmesoderms fortsetzt, deren Wandungen, in der bekannten, unregelmäßigen Weise eingebuchtet, doch immer in Zusammenhang verbleiben. Die vorderste Partie zeigt eine wesentlich erweiterte Höhlung, welche sich ventralwärts zuspitzt und zu der einheitlichen Blase umgestaltet, als welche die Mandibularhöhle bei allen Squaliden und im Gegensatz zu dem gleichnamigen Gebilde bei *Torpedo* erscheint. Die späteren Umgestaltungen des Vorderkopfmesoderms sollen an anderer Stelle erörtert werden und gehen uns hier nichts an — lassen wir sie also zunächst auf sich beruhen.

Sehr wesentlich ist dagegen die Gestaltung, welche die Occipitalsomite erfuhren; *u* und *t* sind so lang, dass jedes länger erscheint, als zwei der vorderen Rumpfsomite dieses Stadiums zu-

Digitized by Google

sammengenommen. Bei beiden, eben so wie bei *v* und *w*, hat bereits die Umwandlung der medialen Wandung zu Muskelfasern begonnen; ihre Höhlen sind geräumig und in der Mitte schmaler als vorn und hinten. Über die topographischen Beziehungen von *t* und *u* lässt sich noch wenig Bestimmtes sagen, denn noch ist keine Spur der Ganglienleiste am Embryo zu erkennen, viel weniger also die Vagusplatte, welche erst sehr spät auftritt. Nur so viel kann ich aus den Sagittalschnitten entnehmen, dass *t* mit seinem Vorderrand an den Hinterrand der in Bildung begriffenen Hyoidkiementasche angrenzt. Vor *t*, also über der Hyoidtasche, liegen urwirbelartige Gebilde, welche auf Taf. 1 Fig. 10 wiedergegeben sind und bei diesem Embryo sich leicht als drei verschmolzene Urwirbel deuten lassen. Daraus aber entnehmen zu wollen, dass es sich wirklich nur um drei Urwirbel und nicht um mehr oder weniger handle, wäre übereilt, da die Unregelmäßigkeit dieser Gliederung schon durch die andere Seite desselben Embryos erwiesen wird, wo nur zwei solcher Abschnitte mit einander deutlicher verbunden sind, andere Embryonen desselben Alters aber wieder andere Verhältnisse aufweisen. Wollte man aber den Versuch machen, die Strecke zwischen *t* und der hinteren Grenze der Mandibularhöhle, welche jetzt schon scharf bestimmt ist, auszumessen und abzuschätzen, wie viele Urwirbel von der normalen Länge der Rumpfsomite sich daraus bilden ließen, so würde es etwa 6—7 Urwirbel geben, während *t* und *u* der Länge und dem Volum nach etwa 4—5 repräsentiren könnten. Derlei Schätzungen sind aber naturgemäß ungenau und werden immer zweifelhaft bleiben, wenn es auch mehr als wahrscheinlich ist, wie wir weiter unten erkennen werden, dass wir es bei *Mustelus* wie bei allen Selachiern mit einer Vielheit von Occipital- und Vorderkopfsomiten zu thun haben, und dass die bisherigen geringen Zahlen auf abgeleitete, nicht ursprüngliche Zustände basirt sind.

Bei einem weiter entwickelten Embryo (XXVIII 628), dessen Urwirbel ich zwar nicht genau zählen kann, da das Hinterende fehlt, die ich aber auf einige zwanzig schätze, finden sich drei Kiemensäcke angelegt. Das Lumen der Mandibularhöhle setzt sich in die Mesodermabschnitte fort, welche sich nach hinten bis über den Hinterrand der Hyoidtasche erstrecken; mithin sind diese Abschnitte des Vorderkopfmesoderms alle mit einander so verschmolzen, dass an diesem Embryo eine bestimmte Gliederung überhaupt nicht mehr festzustellen ist — was ich hier nur oberflächlich berühre, später

Digitized by Google

an anderer Stelle aber bestimmter ausführen werde. An die Hyoidtasche anstoßend macht sich ein größerer Abschnitt bemerkbar, der wiederum eine Andeutung von Verschmelzung aus drei gleich gearteten Abtheilungen zeigt und über der dritten Kiementasche liegt. Höchst wahrscheinlich ist dies das Somit *t*, das, seiner Lage zu den Kiemensäcken halber, in einem späteren Entwicklungsstadium wohl vorn von dem noch nicht vorhandenen Glossopharyngeus gekreuzt, hinten aber vom Vagus bedeckt worden wäre. Beide Nerven sind in dem vorliegenden Stadium aber noch nicht da. Das folgende Somit, wahrscheinlich also *u*, zeigt in seiner Höhle Andeutungen einer Composition aus zwei Abschnitten. Die Größenverhältnisse der Occipitalsomite *t*—*x* dieses Embryos lassen sich annähernd durch die folgenden Zahlen ausdrücken $3 : 2 : 1\frac{1}{2} : 1\frac{1}{4} : 1\frac{1}{6} : 1$. Alle diese Somite, mit Ausnahme von *t*, zeigen schon Andeutungen von Muskelfasern in der medialen Lamelle.

Auf der anderen Seite desselben Embryos zeigt sich Somit *t* mit den ihm frontalwärts vorausgehenden Mesodermabschnitten eng verbunden, so dass von *t* an bis zur Mandibularhöhle keine Unterbrechung des Mesoderms stattfindet. Die Muskelfaserbildung ist aber gleichfalls nur bis *u* gediehen, bei *t* sind keine Fasern zu erkennen.

Auf dieses Stadium muss ich einen Embyro von 5 mm folgen lassen, der einen beträchtlichen Schritt weiter entwickelt ist (XXVIII 617) (Taf. 1 Fig. 11). Der 4. Kiemensack ist deutlich umgrenzt, Trigeminus und Vagusplatten sind angelegt. Das Somit *t* zeigt leichte Andeutungen seiner Zusammensetzung aus drei gleichen Theilen, von denen die beiden vorderen, vom Glossopharyngeus gekreuzt, bereits in Auflösung begriffen sind; nur der hintere zeigt noch eine deutliche Urwirbelhöhle. Das Somit *u* liegt über dem 4. Kiemensack und wird auf der Außenseite von der aus netzartig verbundenen Zellen der Neural- oder Ganglienleiste bestehenden Vagusplatte bedeckt, deren vordere Theile auch über den hinteren Abschnitt von *t* hinüber reichen. Die hinteren Theile des Vagus steigen dorsal über dem Somit *v*, aber ohne es seitlich zu bedecken, schräg nach vorn und außen herab. Die Größenverhältnisse der Occipitalsomite *t*—*x* bei diesem Embryo lassen sich annähernd ausdrücken durch die Zahlen: $3 : 2\frac{1}{2} : 2 : 2\frac{1}{3} : 2\frac{1}{3} : 2\frac{1}{4} : 1\frac{1}{2}$, also von denen des vorigen Embryos verschieden, was sich besonders bei *v* im Verhältnis zu *w*—*y* herausstellt. Auf der anderen Seite desselben Embryos sind die Größenunterschiede von *v* und seiner Umgebung

Digitized by Google

weniger beträchtlich. Muskelfasern sind bei *u* sehr deutlich entwickelt, bei *t* nicht wahrnehmbar.

Bei dem nun folgenden Embryo von 6,5 mm Länge, XXVIII 621, der bereits den 5. Kiemensack deutlich markirt zeigt, machen sich an den Occipitalsomiten zackige Contouren der dorsalen Partien bemerkbar, welche auf die beginnende Auflösung der lateralen Cutislamelle schließen lassen. An den Somiten *u* und *v* sieht man drei solcher zackigen Vorwölbungen der dorsalen Contouren, doch sind auch diese Bildungen nicht constant und zeigen auf beiden Seiten des Embryos Ungleichheiten. Eine der Zacken des Somits *u* zeigt Beziehungen zu der Vagusplatte — ein Verhältnis, welches bei der Darstellung der Vagusentwicklung näher besprochen werden soll. Die Vagusplatte greift mit ihrem Hinterrande jetzt schon über das Somit *v* hinüber, ist also wesentlich breiter geworden als im vorigen Stadium; auch ist ihr Hinterrand viel stärker gebogen, was wegen des Auftretens des fünften Kiemensackes und der dadurch caudalwärts fortschreitenden Vergrößerung des Mutterbodens der Vagusplatte verständlich wird. Medialwärts von der Vagusplatte sieht man zwar Muskelfasern von *v* und *u*, aber keine mehr von *t*, welches Somit also mehr und mehr seine ursprüngliche Gestalt und Beziehungen verloren hat und in die Bildung des Mesenchyms aufgegangen ist.

Interessante Aufschlüsse über die Somitbildung von *Mustelus laevis* geben weiterhin Horizontalschnitte. Mir stehen fünf ganz junge Embryonen von $1^1/_2$—4 mm Länge zu Gebote, welche in brauchbare Horizontalschnittserien zerlegt sind.

Der jüngste, XXVIII 634, von 1,5 mm Länge, zeigt acht Urwirbel, als deutlich unterschiedene Abschnitte des Mesoderms; vor dem vordersten derselben setzt sich das Mesoderm aber in die Region des Vorderkopfes fort, an dessen Medullarplatten noch keine Spur einer Umbiegung zum Rohre zu sehen ist — vielmehr liegen die Kopflappen in voller Breite noch in der Horizontalebene des Körpers. Die vorhandenen acht Urwirbel sind auf beiden Seiten von ziemlich gleicher Größe, und jeder vom andern durch einen leeren Raum geschieden; der vorderste ist etwas länger, als die folgenden. An ihm ist auch die Disposition der Zellkerne eine nicht ganz regelmäßige, und auf den dorsal gelegenen Schnitten sieht man, wie eine größere und eine kleinere Abtheilung an ihm zu unterscheiden sind. Die vordere, größere könnte der Lage der Zellkerne nach ein vollständiger Urwirbel sein: rings um einen Mittelpunkt liegen die

Digitized by Google

Zellen und zeigen ihre Kerne an der Peripherie, welche nahezu quadratisch geformt ist. Die hintere Hälfte, etwa nur halb so groß wie die vordere, zeigt zwar eine vollständige Hinterwand, eine mediale und eine laterale Wand, aber keine vordere: vorn stößt sie ohne eigene Wandung mit der davor liegenden größeren Hälfte zusammen. Ähnliche Befunde treffen wir auch bei anderen Selachiern; auf Taf. 10 Fig. 1—5 habe ich sie von *Scyllium canicula* abgebildet. So scheint also dieses Somit aus zwei Urwirbeln componirt, und bei der Verschmelzung oder unvollkommenen Sonderung die Vorderwand des hinteren unterdrückt zu sein. Ob derselbe als *t* oder *u* zu bezeichnen, bleibt freilich zweifelhaft, aber wenn ich dahin neige, ihn *u* zu benennen, so bewegt mich dazu der Umstand, dass vor ihm ein ähnlich gestalteter Abschnitt des Kopfmesoderms sich findet, welcher sich aber vorn nicht mehr von dem gesammten Vorderkopfmesoderm scheidet, gerade so wie es oben von den sagittal geschnittenen Embryonen 626 und 625 beschrieben ward; auch dort benannte ich dieses Endstück des ungetheilten Vorderkopfmesoderms *t*, weil es durch seine celluläre Composition durchaus urwirbelartig erscheint.

Hervorzuheben ist, dass an dem Vorderkopfmesoderm keine absonderlichen Anzeichen von Urwirbelbildung zu erkennen sind. *Mustelus* verhält sich in dieser Beziehung anders, als die beiden *Torpedo*, bei denen die mediale Wandung des Vorderkopfes durchweg deutliche Spuren von Urwirbelbildung zeigt. Nur ganz vorn, wo etwa später die Mandibularhöhle sich bildet, erkennt man auch bei *Mustelus* auf Horizontalschnitten den Versuch, um kleine Hohlräume herum urwirbelartige Constitution der Mesodermzellen zu bewirken, aber auch das ist viel weniger ausgeprägt als bei *Torpedo*.

Bei dem Embryo XXVIII 637 findet sich fast genau dieselbe Constitution des Mesoderms, wie bei dem vorhergehenden, auch die Scheidung des Urwirbels *u* in eine kleinere hintere und eine größere vordere Abtheilung ist vorhanden, wenigstens auf der einen Seite. Weniger klar ist das Vorderkopfmesoderm, an dem gar keine Abschnitte zu unterscheiden sind.

Embryo XXVIII 633, von 1,8 mm Länge, zeigt neun deutlich geschiedene Somite und sowohl am Hinterende eine größere Mesodermmasse, die eben im Begriff steht sich weiter zu gliedern, als auch im Vorderkopf mehrfache Versuche, die mediale Lamelle des Mesoderms in eine gewisse Zahl von urwirbelartigen Abschnitten zu sondern. Die hinteren Urwirbel sind alle gleich groß und liegen dicht und regelmäßig neben einander; die weiter vorn liegenden

Digitized by Google

sind unregelmäßig gestaltet, ungleich groß und durch beträchtlichere Zwischenräume von einander geschieden. Die beiden größten, welche ich als *v* und *u* bezeichnen möchte, sind gar nicht cubisch, sondern erscheinen je nach der Lage des Schnittes theils kuglig, theils verzerrt dreieckig oder oval, zeigen auch eine ovale oder bisquitförmig gestaltete Urwirbelhöhle. Vor ihnen findet sich *t* mit deutlicher, länglicher Urwirbelhöhle, die sich aber ohne Unterbrechung in den Längsspalt fortsetzt, welcher die Wandungen des gesammten Vorderkopfmesoderms durchzieht. *t* sowohl, wie die vor ihm liegenden Mesodermabschnitte zeigen in ihren Wandungen die Structur und Anordnung der Urwirbellamellen, freilich ohne die Querwände, welche die einzelnen Urwirbel vorn und hinten von einander trennen; irgend welche Andeutungen über die Zahl der hier etwa verschmolzenen Urwirbel sind nicht wahrzunehmen, denn Abschnitte, die auf einem Schnitte getrennt erscheinen, sind auf dem nächsten schon vereint; aus der Configuration besonders der medialen Wandung kann man aber ziemlich sicher auf die ehemalige Constitution aus individuell getrennten Urwirbeln schließen.

Um ein Beträchtliches weiter differenzirt ist der 3 mm lange Embryo XXVIII 627. Bei ihm ist zwar durch die Anlage des Spritzloch- und des Hyoidsackes, sowie durch die Verdickung der Ectodermpartie, aus welcher die Gehörblase hervorgehen soll, bereits eine topographische Orientirung geboten, welche die Bezeichnung der Somite etwas sicherer machen könnte, aber die noch völlig fehlende Ausbildung der Vagus-Glossopharygeus-Platte macht es doch wieder zweifelhaft, mit welchen Buchstaben die Occipitalsomite zu bezeichnen seien, wenn bei einigen von ihnen auch schon Muskelfasern in der ersten Anlage begriffen sind. Es ist für *Mustelus* besonders bezeichnend — weiter unten bei Darstellung der mir zahlreicher zur Verfügung stehenden Embryonen von *M. vulgaris* wird das hervortreten — dass die Umwandlung der medialen Lamelle der Somite in Muskelfasern zugleich ein bemerkenswerthes Vorschieben dieser Partien frontalwärts in den Bereich des vorhergehenden Somits mit sich führt. Es verlängern sich die Zellen der medialen Urwirbellamelle nach vorn und richten sich zugleich nach innen, als wollten sie eine vor ihnen liegende Insertion erreichen, ja, sie richten sich später nach unten und tragen dann wohl zur Bildung der epibranchialen Muskulatur bei, was ich indess nicht bestimmt feststellen konnte. Die ganze, neben der Chorda einherziehende Mesodermpartie zwischen dem Anfangspunkt der Ohrver-

Digitized by Google

dickung, die noch keine Spur einer Blaseneinstülpung erkennen lässt, und dem Endpunkt des Somits *t* bildet einen langen gemeinsamen Längsspalt zwischen zwei continuirlichen Lamellen, an deren dorsalstem Theil allein hier und da noch Reste der Composition aus ursprünglich ungleichartigen Abschnitten zu erkennen sind, die aber jetzt ungefähr eben so erscheinen, wie die Seitenplatten an den Somiten des Rumpfes, ehe aus ihnen irgend welche weitere Differenzirungen hervorgehen. Vor der Ohrverdickung machen sich aber Höhlungen innerhalb der Mesodermlamellen bemerklich, die zu den vorderen Kopfhöhlen sich gestalten, auf die ich hier aber nicht eingehe. Die Somite *u*, *v* und *w* sind die längsten, die der Embryo aufweist, um Weniges kürzer sind *x*, *y* und *z*, während die Rumpfsomite nur halb so groß sind, wie *u* oder *v*.

Wesentliche Fortschritte der Organisation weist Embryo XXVIII 629 von 4 mm Länge auf (Taf. 2 Fig. 1—9; Taf. 3 Fig. 1—3). Es ist die Neural- oder Ganglienleiste bis weit in den Rumpf hinein angelegt, die hintere Grenze der Vagusplatte durch das halb lateral, halb medial von ihr verlaufende Somit *u* abgegrenzt, und durch diese Grenze eben auch das betreffende Somit als *u* sichergestellt; die Ohrverdickung zeigt bereits eine, wenn auch noch weit offene, napfförmige Einstülpung, und am Rumpf ist ein vergleichsweise fester topographischer Punkt durch die Vorniere und die bereits über eine beträchtliche Zahl von Segmenten sich ausdehnende Länge des Urnierenganges gegeben. Spritzloch-, Hyoid- und zwei weitere Kiemensäcke sind deutlich angelegt, aber nur die Hyoidspalte ist offen, das Spritzloch eben erst im Begriff durchzubrechen, die beiden hinteren Säcke sind noch geschlossen.

Bei diesem so beschaffenen Embryo sind auf dem dorsalsten Schnitt zunächst nur die drei Occipitalsomite *v*, *w*, *x* getroffen, auf dem nächsten auch *y*, *z* und einige der vorderen Rumpfsomite, ferner die dorso-caudale Spitze von *u*. Die Länge von *v*, *w* und *x* ist die gleiche, und jedes von ihnen ist etwa um $^1/_4$ länger als *y*, *z* und das nächste Rumpfsomit um die Hälfte länger als die normalen, neben der Vorniere liegenden Rumpfsomite. Die Größenunterschiede der Occipitalsomite gleichen sich aber auf den nächsten weiter ventralwärts folgenden Schnitten noch etwas aus. Neben *v* und *w* liegen deutliche Spuren der abwärts wachsenden Ganglienleiste, neben *x* findet sich sogar eine in zwei Theile gespaltene Anlage eines Ganglions, alle übrigen Somite weisen, caudalwärts abnehmend, gleichfalls Ganglienanlagen auf. Die Lage des Somits *u* ist bis

Digitized by Google

auf die bereits erwähnte dorso-caudale Kuppe medial von der dem Ectoderm dicht angelagerten, aber noch ohne Placodenzustrom bestehenden schmalen Vagusplatte, und *t* ist bereits in solcher Umwandlung und Auflösung begriffen, dass es schwer ist, durch Beschreibung eine anschauliche Vorstellung von seinen Zuständen zu erwecken, was aber nicht hindert, im Verein mit Abbildungen dies doch zu versuchen.

Zunächst möchte ich noch erwähnen, dass sämmtliche Somite die Umwandlung ihrer medialen Lamellen in Muskelfasern begonnen haben, ja, einige, und gerade die vordersten Occipitalsomite, damit schon weit vorgedrungen sind, während *t* und *u* die einzigen sind, deren Cutislamelle den Beginn einer weiteren Entwicklung aufweist. Im Zusammenhang mit dieser Entwicklung der Myotome steht die Anlage ventraler Nerven, es lässt sich aber mit Sicherheit feststellen, dass dieselbe auf beiden Seiten des Körpers ungleich ist. Während auf der linken Seite nervöse Ausflüsse des Medullarrohres für *w*, *x*, *y* etc. zu erkennen sind, für *v* und *u* aber nicht, zeigt die rechte Seite einen deutlichen und breiten Ausfluss für *v* und einen feinen aber ganz unzweifelhaften Ausfluss für *u* (Taf. 2 Fig. 4 u. 5), der freilich nur aus einer ausgewachsenen Medullarzelle besteht, deren Kern noch halb im Medullarrohr stecken geblieben ist, deren geschlängeltes zugespitztes Plasma aber den Anfang des charakteristischen hellen Cylinders erkennen lässt und somit den ersten Anfang der Achsencylinderbildung andeutet; mit kegelförmig sich ausbreitender Platte verschmilzt er mit dem Plasma einer Muskelzelle des Somits *u*.

Neben diesen bemerkenswerthen Verhältnissen der Innervation ist aber ein anderes nicht minder bemerkenswerthes Verhalten einiger Somite selber zu erwähnen, speciell das der vordersten Occipitalsomite *v*, *u* und *t*.

Ich habe oben pag. 11 von dem Embryo 634 erwähnt, dass an den vordersten, größeren Somiten eine Theilung in zwei Abschnitte beobachtet würde, die sich durch eine die Urwirbelhöhle unterbrechende Querwand von Zellkernen zu erkennen gäbe: ein größerer vorderer und ein kleinerer hinterer Abschnitt ward dadurch geschaffen, ohne indess die Continuität der medialen und lateralen Wandungen des ganzen Somits zu stören.

Es scheint, dass bei dem Embryo 629 ähnliche Verhältnisse, aber in einem weiteren Stadium der Entwicklung vorliegen. Ich will diese Verhältnisse ausführlich schildern.

Auf den dorsalen Schnitten zeigt das links gelegene Somit *v*

Digitized by Google

(Taf. 2 Fig. 1) seine beiden Lamellen in gleichmäßiger, ununterbrochener Ausdehnung; die laterale (Cutis-) Lamelle besteht aus einigen zwanzig hinter einander gelegenen, cubischen Zellen, die mediale weist ungefähr 6—7 bereits zu Fasern ausgewachsene, hinter einander liegende Zellen mit schmalen, lang ausgezogenen Kernen auf. Am Hinterrande biegt die Cutislamelle in die Muskellamelle um, und man sieht an dem spitzwinkligen Umschlag sich 3—4 Zellen der Cutislamelle betheiligen. Sie bilden die Grenze zum folgenden Somit *w* und schließen sich an die Kerne der Muskellamelle dicht an.

Schon nach zwei weiteren Schnitten ändert sich dieser Zustand. Die Cutislamelle zeigt an der vorderen Hälfte eine Lücke (Taf. 2 Fig. 3), wodurch ein kleinerer vorderer Abschnitt von 4—5 Zellen von einem größeren, hinteren, der 15 Kerne zählt, abgetrennt wird. Auf die mediale Lamelle setzt sich diese Trennung nicht fort. Auf den nächsten Schnitt (Taf. 2 Fig. 4) hat sich diese Lücke nicht nur fortgesetzt, sondern die vordere kleinere Abtheilung zeigt eben so wie die größere und wie jedes vollständige Somit eine eigene Trennungszellschicht am Hinterrande, welche als spitzwinkliger Umschlag eine Querwand gegen den dahinter folgenden Theil des Somits *v* bildet und eben so wie dessen eigene Hinterwand sich eng an die Faserzellen der medialen Lamelle anschließt, welch letztere nun eben so, wie die übrigen medialen Lamellen auf den weiter ventralwärts liegenden Schnitten aus mehreren, 2—3 Zellen starken Faserschichten besteht, die neben einander liegen, und deren jede 3—5 Zellkerne aufweist. Von diesen Fasern stehen die medial gelegenen mit denen der größeren, hinteren Hälfte des Somits *v* in continuirlichem Zusammenhange, die neben der Cutislamelle liegenden inneren Fasern aber sind nicht im Zusammenhange mit denen der anderen Abtheilung, sondern zeigen eine selbständige, von der spitzwinklig umgebogenen Hinterwand des vorderen Abschnitts des Somits *v* ausgehende Entfaltung, die auch auf allen weiteren, ventralwärts folgenden Schnitten beibehalten wird. Das links gelegene Somit *v* erweist sich somit als ein wahrscheinlich componirtes Somit, das ein kleines vorderes ($v_1$) und ein größeres hinteres (*v*) in sich fasst. Nur auf den höchsten dorsalen Theilen sind beide Somite zu einem Gesammtsomit verbunden, und ihre am meisten medial gelegenen Muskelfasern verschmelzen zu einem Myotom. Der Haupttheil der Muskelfasern aber bleibt bei beiden Abtheilungen getrennt, die Cutiselemente gleichfalls.

Digitized by Google

Vergleichen wir mit dem links gelegenen Somit *v* das rechts gelegene! Von vorn herein scheint es dorsal aus weniger Zellen zu bestehen, als das linke und dem zufolge etwas kürzer: ich zähle nur 17 in der Cutislamelle, 6—7 in der medialen. Diese kürzere Ausdehnung wird aber wett gemacht durch die fast zur Verschmelzung gediehene Annäherung an das frontalwärts vor ihm liegende Somit *u*, dessen Hinterwand die Vorderwand von *v*, ohne eine Lücke dazwischen bestehen zu lassen, berührt (Taf. 2 Fig. 2), während links *u* durch eine beträchtliche Lücke von *v* getrennt ist. In der That aber verschmilzt rechts *u* auf den folgenden Schnitten bis zu dem Grade mit *v*, dass man bei weniger aufmerksamer Beobachtung den Verschmelzungspunkt überhaupt übersehen würde (Taf. 2 Fig. 3—5). Auch die Muskellamelle beider Somite steht in untrennbarem Zusammenhange, und erst auf weiter ventralwärts liegenden Schnitten sieht man auch bei dem rechts gelegenen *v* eine Scheidung in eine kleinere vordere ($v_1$) und eine größere hintere (*v*) Abtheilung. Aber diese Scheidung findet eben nur innerhalb des eigentlichen Somits *v* statt, die vordere kleine Abtheilung bleibt dagegen continuirlich mit *u* verbunden, so dass auf ventral gelegenen Schnitten rechts *v* als ein verhältnismäßig kurzes, *u* dagegen als ein sehr langes Somit erscheint. Wir werden nachher sehen, dass auch das lange Somit *u* sich ventralwärts in drei Theile spaltet, und dass der hinterste dieser Theile eben die ursprünglich vordere Abtheilung von *v* ist, deren Muskelfasern sich dann auch wieder denen der hinteren Abtheilung von *v* anschließen, während *u* nur auf seiner dorsalen Hälfte einige wenige, von jenem oben erwähnten, einzelligen, ventralen Nervenrest innervirte Fasern aufweist.

Diese unregelmäßige Gestaltung des Somits *v* lässt sich schwerlich anders deuten, als dass es aus ursprünglich selbständigen Abschnitten componirt ist. Die Trennung der Cutislamelle, die Ausbildung einer eigenen Hinterwand des vorderen Abschnittes, die Verschmelzung dieses abgetrennten vorderen Abschnittes rechts mit *u*, die selbständige Bildung von Muskelfasern dieser kleineren vorderen Abschnitte bei gleichzeitiger Verschmelzung ihrer mehr medial gelegenen Fasern mit der hinteren größeren Abtheilung zu einem Myotom, das rechts einen eigenen ventralen Nerven erhält, der links fehlt, das Alles berechtigt zu dem Glauben, dass wir es mit Verschmelzung zu thun haben. Bedenkt man dann aber, dass schon vom ersten Auftreten bei dem Embryo 634 — und auch bei 637 — das Somit eine eigenthümliche durch Kerne gebildete Zwischenwand zeigt, die indess keinerlei

Digitized by Google

äußere Scheidung des als einheitlich angelegten Somites bewirkt, so erkennt man, dass schon von Anfang an in der Entwicklung eine solche Verschmelzung stattfindet, und dass man dann füglich nicht von Verschmelzung, sondern von unvollkommen durchgeführter Sonderung reden muss — einer Kategorie, welche offenbar eine große Rolle bei der gesammten Gestaltung des Kopfmesoderms der Selachier spielt, wie sich auch weiterhin ergeben wird.

Das Somit *u* zeigt sich auf beiden Seiten in deutlicher Rückbildung begriffen. Es hat nur auf seiner dorsalen Hälfte einige wenige Muskelfasern gebildet, die freilich mitten in der Entwicklung still zu stehen scheinen, da sie sich nicht mehr, wie die aller caudalwärts folgenden Somite, von der Verbindung mit der Cutislamelle loslösen und selbständig eine Insertion an ihrem vorderen Ende aufsuchen. Vielmehr gehen sie auf der linken Seite sogar noch eine oberflächliche Verbindung mit dem winzigen Faseransatz ein, der in dem caudalen Theil des fast völlig aufgelösten Somits *t* vorhanden ist. Auf der ventral gelegenen Hälfte zeigt aber Somit *u* auf beiden Seiten eine Trennung in zwei ziemlich gleich große Abtheilungen (Taf. 2 Fig. 8 u. 9), deren äußere (Cutis-) Lamelle nahezu halbkreisförmig nach außen gewölbt ist, so dass ein Hohlraum zwischen ihr und dem fast ganz aufgelösten Rest der medialen Lamelle entsteht; auf den noch weiter ventral gelegenen Schnitten löst sich das Somit überhaupt auf (Taf. 3 Fig. 1—3) und kann als specifische Bildung nicht mehr unterschieden werden. Diese ventrale Trennung in zwei gleich große Abtheilungen scheint auch für Somit *u* anzudeuten, dass es das Material mehrerer Somite in sich aufgenommen hat.

Von *t* ist nichts zu sagen, als dass es an seinem hinteren Ende die bereits erwähnten schwachen Andeutungen von Muskelfasern aufweist, im Übrigen aber früher als seine Nachfolger sich auflöst und theils zu Sehnen und Fasern, theils zur Cutisbildung das Zellmaterial abgiebt.

Ich gehe nun über zur Darstellung der Verhältnisse bei

## B. *Mustelus vulgaris.*

Von *Mustelus vulgaris* besitze ich eine beträchtliche Anzahl von Embryonen, deren jüngster bei einer Gesammtlänge von 1,7 mm 12 Urwirbel aufweist (XXVII 129); die Zählung ist freilich, wie immer in diesen frühesten Stadien, unsicher, weil die Grenze der



Digitized by Google

Occipitalsomite gegen den Mesodermabschnitt des Vorderkopfes unbestimmt bleibt. Die Medullarplatte ist noch in ihrer ganzen Ausdehnung offen, vorn sehr verbreitert. Nach Analogie mit *Mustelus laevis* nehme ich auch bei *M. vulgaris* den vordersten, mit einiger Deutlichkeit abgegliederten Urwirbel als den Repräsentanten von *u* an. Vor *u* sieht man aber hier eine deutliche, wenn auch unvollständige Gliederung des Kopfmesoderms und könnte mit einiger Leichtigkeit weitere Abschnitte als unvollkommen getheilte Somite bezeichnen, besonders also auch einen dem Somit *t* entsprechenden größeren Abschnitt. Wie XXVIII 625 zeigt auch dieser Embryo bereits eine Andeutung von Gliederung des vordersten Theils des Kopfmesoderms: die Höhlung, aus welcher später die Mandibularhöhle entsteht, zeigt in ihrer dorsalen Wandung wiederum drei leicht geschwungene Bogen, deren jeder etwa die Länge eines Rumpfsomits besitzt und sich caudalwärts in ähnlich gewölbte Abschnitte des Mesoderms fortsetzt, welche dann mittels einer ohne deutliche Gliederung bestehenden Partie sich in die Occipitalurwirbel fortsetzt, an welchen dann die typische Configuration der Urwirbel deutlicher in die Erscheinung tritt. Die Chorda erstreckt sich gesondert durch die ganze Länge des Körpers.

Ein Embryo von 2,5 mm Länge (XXVII 130) zeigt bereits das Medullarrohr ganz geschlossen, zwei Kiemensäcke angelegt und ca. 20—22 Somite, von *t* an gerechnet. Es ist hier schon leichter, die einzelnen Somite in ihrer Lage zu unterscheiden. Dicht hinter dem 2. Kiemensack, also auf der Höhe des späteren Glossopharyngeus, sieht man die unregelmäßig gestaltete Partie, welche mit *t* zu bezeichnen ist; caudalwärts folgen zwei größere Somite, die deutlich von einander getrennt sind, aber von denen jedes den Eindruck macht, als sei es eben im Begriff, einen kleineren Mesodermabschnitt in sich aufzunehmen, d. h. mit ihm zusammenzuschmelzen. Es sind die beiden Somite *u* und *v*. Die Größenverhältnisse von *u—z* sind auf diesem Stadium $2 : 2 : 1^1/_2 : 1^1/_2 : 1^1/_4 : 1^1/_4$. *t* verschmilzt mit den vor ihm gelegenen Mesodermabschnitten hier zu einer untrennbaren Masse, welche auch ein gemeinsames Lumen, wenn auch ein sehr schmales, erkennen lässt, das sich bis zum Scheitel des Spritzlochsackes verfolgen lässt. Die Mandibularhöhle und die noch weiter vorn gelegenen Mesodermabschnitte gehen uns hier wiederum nichts an.

Ein um Geringes weiter entwickelter Embryo (XXVII 136) von 2,8 mm Länge mit ca. 30 Urwirbeln, dessen dritter Kiemensack in Andeutung vorhanden ist, und der auch mit deutlich angelegter

Digitized by Google

Ohrverdickung versehen ist, wird interessant durch die bei ihm wahrnehmbare Spaltung des Somits *u* in zwei getrennte Urwirbel, welche nur ventral, d. h. auf der Höhe der Seitenplattenansatzstücke, zusammenfließen. Dieser Embryo ist schräg gelagert, so dass seine Schnitte halb sagittal halb horizontal liegen. Das Somit *u* ist hier auf beiden Seiten des Embryos in zwei deutliche Urwirbel getrennt, deren jeder mit vollen Wandungen und separater Höhle versehen ist, und deren Länge und Umfang sich wie 2 : 3 verhält, d. h. der hintere etwas kleiner als der vordere (Taf. 3 Fig. 4 u. 5). Was also bei dem vorigen Embryo nur in leiser Andeutung vorhanden war, ist hier durchgeführt: das größte Occipitalsomit zeigt sich als aus zwei kleineren componirt, aber die bereits angelegten Muskelfasern des kleineren, hinteren Urwirbels gehen continuirlich in die des vorderen über. Bei weiterer Entwicklung dieses Embryos und Auflösung der lateralen und dorsalen Theile beider Urwirbel wäre nur die einheitliche Muskelfaserpartie übrig, und somit keine Spur der ursprünglichen Zweitheilung mehr nachweisbar geblieben. Dieser Embryo erinnert also durchaus an Embryo XXVIII 629 von *Mustelus laevis*.

Beträchtlich weiter ist der nächste Embryo (XXVII 106) entwickelt. Er hat eine Gesammtlänge von 5 mm, der 4. Kiemensack ist deutlich angelegt, die Trigeminus- und Vagusplatten sind bereits weit differenzirt. Somit *t* ist in Rückbildung begriffen, ihm zugehörige Muskelfasern habe ich nicht wahrgenommen. Somit *u* ist sehr groß, eben so *v* und *w*; *u*—*w* verhalten sich jedes zu den hinteren Rumpfurwirbeln wie 3 : 1, während *x*, *y*, *z* nur wie $2^1/_4$ zu ihnen stehen. Von *u* ist noch eine Spur von Muskelfasern zu erkennen, *v* und *w* sind viel reichlicher damit ausgestattet. Von einer directen Theilung oder Spaltung dieser großen Somite ist zwar nichts zu sehen, aber *u* sowohl wie *v* lassen unschwer eine von Anfang an bestanden habende, unvollkommene Theilung voraussetzen.

Nicht wesentlich verschieden hiervon ist ein anderer Embryo (XXVII 107), der eine Länge von 7 mm aufweist. Natürlich sind alle Theile weiter entwickelt, aber mit Bezug auf die Occipitalsomite sind noch keine durchgreifenden Veränderungen eingetreten.

Die vorstehend geschilderten Embryonen sind sämmtlich sagittal geschnitten. Ich will nun zur Schilderung horizontal geschnittener übergehen und dabei Ungleichheiten der Länge desselben Somits auf beiden Seiten, Verschiedenheiten ihrer Lagerungsverhältnisse zu den Elementen der Vagusplatte und ihre Beziehungen zu den ventralen und dorsalen Spinalnerven erörtern. Es kommt dabei



Digitized by Google

darauf an, zu zeigen, wie wenig constant diese Beziehungen sind, und dass sie schwerlich erlauben, darauf Folgerungen zu bauen, wie sie von Braus in seinen Untersuchungen über die Occipitalsomite von *Spinax niger* versucht worden sind.

Ich beginne die Darstellung mit einem Embryo (XXVII 92) von 7 mm Körperlänge, wie der vorige, bei welchem drei Kiemenspalten bereits durchgebrochen sind, die vierte aber noch geschlossen ist. Die Schnitte haben eine Dicke von 5 $\mu$.

Der Schnitt, von dem ich hier zu sprechen beginnen will, zeigt auf der rechten Seite das Somit *t*, welches, durch seine dorsalsten Theile getroffen, drei ziemlich gleich lange, von einander gleich weit entfernte Abschnitte zeigt, als wären es drei von einander getrennte Somite. Außen von dem vordersten Abschnitt liegt der noch ziemlich unbedeutende Querschnitt des Glossopharyngeus. Auf dem nächsten Schnitt fließen die drei Abschnitte zusammen, der dritte Schnitt zeigt am hintersten derselben den Rest der Urwirbelhöhle. Vor dem Glossopharyngeus ist das Kopfmesoderm schon zu Mesenchym aufgelöst, an welches das Somit *t* vorn anstößt, und zu dem es sich selbst auf den weiteren ventralwärts gelegenen Schnitten umwandelt. Außen von der hintersten Abtheilung des Somits *t* sieht man vereinzelte Zellen zwischen Ectoderm und Somitwandung: wie der Verfolg der Schnitte ventralwärts lehrt, entstammen sie dem Ectoderm und sind nervöser (Placoden-) Natur. Auf dem vierten Schnitt wird hinter *t* die vorderste Partie von *u* als dünne Schicht getroffen, zugleich geht der Schnitt durch die ganze Vagusplatte, so weit dieselbe aus Elementen der Ganglienleiste herstammt. Sie fängt neben dem hinteren Theil von *t* und außen von ihm an, geht dann aber caudalwärts in leichtem Bogen näher an das Medullarrohr heran und zeigt da, wo sie schräg vom Ectoderm zum Medullarrohr hinüberzieht, den dorsalsten Theil des Somits *v*, das also lateralwärts von der Ganglienleiste liegt, während *u* medialwärts sich findet.

Nicht ganz gleiche Verhältnisse zeigt die linke Seite des Embryos: das Somit *t* ist nicht genau so gestaltet, wie auf der rechten Seite; aber die Unterschiede sind nicht bedeutend genug, um sie ausführlich zu beschreiben. Den Glossopharyngeus, der jetzt, je weiter ventralwärts die Schnitte gehen, ein um so größeres Volum erreicht, das hauptsächlich aus den Placodenelementen des Ectoderms und nur zum geringeren Theile aus der Ganglienleiste herstammt, lassen wir jetzt eben so wie das Somit *t* auf sich beruhen. Wichtiger dagegen wird der Vergleich der eigentlichen Vagusplatte und der

Digitized by Google

Somite *u*, *v* und *w* auf beiden Seiten. *u* ist rechts und links ziemlich gleich geartet. Mit seinem Vorderrande liegt es gleich hoch und zeigt auf seiner medialen Wandung die Umwandlung in Muskelfasern. Dabei ist zu bemerken, dass, während die Vorderwand, welche unmittelbar an die Hinterwand von *t* anstößt, und die Seitenwand, welche neben der Vagusplatte liegt, keine weitere Ausgestaltung vornehmen, die muskelbildenden Zellen der medialen Lamelle nach vorn auswachsen und zugleich nach innen biegen, so dass sie über den Hinterrand von *t* frontalwärts hinauswachsen. In dieser Eigenthümlichkeit offenbart also der vorliegende Embryo eine weniger rückgebildete Stufe, als der sonst ihm sehr ähnliche Embryo XXVIII 629 von *Mustelus laevis*.

Auf dem 12. Schnitt vom dorsalen Anfang des linken Somits *t* fängt auch rechts das Somit *v* an, in die Erscheinung zu treten, aber beträchtlich weiter frontalwärts, als auf der linken Seite. Und während rechts die hintersten Zellen der Vagusplatte mit dem Hinterrande des Somits *u* in derselben Querebene liegen, sieht man links die hintersten Vaguselemente beträchtlich weit caudalwärts neben der Außenseite des Somits *v* gelagert. Dennoch scheint die Vagusplatte beider Seiten auf derselben Querebene abzuschließen. Die Ungleichheit beruht eben auf der ungleichen Länge der Somite *u* und *v*. Das rechte Somit *u* ist beträchtlich länger, als das linke; umgekehrt ist das linke Somit *v* länger als das rechte. Hieraus folgt ziemlich bündig 1) dass das Mesodermmaterial, aus dem die Occipitalsomite *u* und *v* hergestellt worden sind, beiderseits ungleich eingetheilt worden ist, was wahrscheinlich, wie ich durch die Darstellung meiner Befunde zu beweisen suche, auf Rechnung der Verschmelzung kleinerer Somite zu ungleichen aber größeren Occipitalsomiten zu schieben ist (vgl. *Mustelus laevis* Embryo 629!), 2) dass die relative Lagerung der Somite *t*, *u*, *v* und *w* zur Vagusplatte resp. ihrem Vorder- und Hinterrande kein brauchbares Kriterium der Verschiebungen oder gar »Wanderungen« ist, welche nach den Anschauungen GEGENBAUR's, FÜRBRINGER's und BRAUS' hier gegenüber dem Vagus stattgefunden haben sollen. Darüber wird weiter unten noch ausführlicher gehandelt werden.

Man erkennt auf diesem Stadium und besonders an dem Somit *u* vortrefflich die Disgregation der Urwirbelelemente. Die lateralen, vorderen und hinteren Wandungszellen werden zu Cutis und Mesenchym, und die ganze laterale Wandung richtet sich nach außen gegen das Ectoderm oft genug in einem concaven Bogen, der

Digitized by Google

einen kleinen Raum zwischen Ectoderm und wuchernder Cutislamelle frei lässt, während die Muskelzellen der medialen Lamelle zwar anfänglich rein frontal-caudalwärts sich anlegen, aber allmählich, von dem Mutterboden des Urwirbels losgelöst, zu beträchtlichem Theil nach innen sich richten, gegen die Längsachse des Körpers einen mehr oder weniger spitzen Winkel bildend. Der Haupttheil der Fasern des Myotoms tritt aber mit denen des caudal- resp. frontalwärts benachbarten in Zusammenhang, bleibt sogar der Längsachse des Körpers zunächst parallel gerichtet; nur der kleinere Theil spaltet sich von den übrigen ab und richtet sich nach innen. Diese Thatsache ist darum interessant, weil sie uns noch weitere Beweise für die wahrscheinlich stattgefundene Verschmelzung der größeren Occipitalmyotome an die Hand geben wird. (Auch hier verweise ich wieder auf die Darstellungen bei *Mustelus laevis* Nr. 629, oben pag. 13 ff.)

Ich habe nun noch einige Angaben beizubringen, welche die Nerven betreffen. Das Somit *t* hat keine Spur einer ventralen Wurzel, bildet freilich in diesem Stadium keine Muskelfasern. Somit *u* zeigt zwar, wie eben erwähnt, Muskelfasern, aber ich habe bei diesem Embryo keine einzige Faser einer ventralen Wurzel entdecken können. Dagegen zeigt sich, dass auf beiden Seiten eine ventrale Wurzel für *v* angelegt wird; ein Austritt von 2—3 Medullarzellen scheint aber das ganze Material zu sein, welches noch für dies Rudiment eines ventralen Nerven erübrigt wird. Aus der Ganglienleiste aber empfangen weder *t* noch *u* noch *v* irgend welche Spuren einer Ganglien- oder Wurzelanlage, wie wir sie später bei *Torpedo ocellata*-Embryonen kennen lernen werden. Wohl aber findet sich ein erwähnenswerthes Verhältnis am linken Somit *v*. Durch 11 Schnitte kann man nämlich eine kleine Zellsäule verfolgen, welche zwischen der lateralen (Cutis-) Lamelle des Somits und dem Ectoderm gelegen ist — freilich nur immer eine Zelle breit, nur einmal trifft der Schnitt zwei Zellen — und welche an ihrer tiefsten Stelle einen Plasmazusammenhang mit den hintersten Zellen der Vagusplatte aufweist. Das Vorkommen dieser Zellen scheint auf Zustände zu deuten, die mit der Placodenbildung des Vagus und Lateralis in Zusammenhang stehen, hier aber nicht weiter erörtert werden sollen. Erst das Somit *w* zeigt auf beiden Seiten die Reste von dorsalen Spinalganglien, oder wenigstens von Abkömmlingen der Neural- oder Ganglienleiste, welche freilich auf diesem Stadium nur in wenigen Zellen bestehen und ventralwärts nicht einmal bis zu der ent-

Digitized by Google

sprechenden ventralen Nervenanlage hinabreichen. Eine Abhängigkeit des Bestehens einer ventralen Wurzel von der Anlage eines gleichnamigen Ganglions ist also, im Gegensatz zu Erörterungen, die Braus (l. c. pag. 465) anstellt, nicht anzunehmen.

Ich wende mich nun zu einem anderen, 9 mm Länge messenden Embryo (XXVII 94) von *Mustelus vulgaris* und erwähne zunächst, um die Variabilität dieser Verhältnisse anzudeuten, dass bei diesem Embryo auf beiden Seiten bei *v* und *w* Rudimente medialwärts gelegener Ganglienleistenproducte erkennbar sind. Eben so sind deutliche, aus einer beträchtlichen Anzahl von Nervenzellen bestehende, ventrale Nervenanlagen auf beiden Seiten für *v* und *w* vorhanden. Dagegen habe ich bei *u* keine Spur weder dorsaler noch ventraler Nervenanlage gesehen, trotz sehr deutlicher und weit nach vorn reichender Muskelfaserbildung dieses Somits. Das Somit *t* steht mit *u* in so continuirlicher Verbindung, dass eine Grenze nicht zu erkennen ist. Aber dennoch kann man die Partie, welche medialwärts von dem vordersten Vagusast befindlich ist, als *t* zugehörig ansprechen und erkennt dann, dass ihr hinterster Abschnitt deutliche Muskelfasern bildet. (Bei einem anderen Embryo derselben Größe (XXVII 348) sind Somit *u* und *t* deutlich getrennt, und da zeigt *t* ganz klar auf beiden Seiten die Ausbildung von Muskelfasern im hinteren Abschnitt.) Die laterale Lamelle von *u* springt gegen die Vagusplatte mehrfach vor und durchbricht sie, um zur Cutisbildung zu gelangen. Im Übrigen gleichen sich die Längenverhältnisse der Somite *u*—*w* durchaus auf den beiden Seiten des Embryos, und ungleiche Theilungen wie bei dem Embryo 629 von *Mustelus laevis* finden sich hier nicht. An der Vagusplatte kann man in diesem Stadium sehr deutlich beobachten, wie die seitlichen — Lateralis- — Elemente sich den die Ganglienleiste bildenden Urelementen von außen anschmiegen, und wie der Mutterboden dieser Zellen bis an den Hinterrand des Somits *v* hinanreicht.

Der nächstgrößte Embryo (XXVII 98) von 10 mm Länge zeigt für *u* keine Spur spinaler Nervenelemente, weder dorsal noch ventral; *v* hat links eine schwache ventrale Wurzel, während dieselbe rechts fehlt. *w* hat beiderseits ventrale Wurzeln, aber nur auf der linken Seite einen Rest von Ganglienleistenzellen. Die ventralen Wurzeln von *x*, *y* und *z* sind sehr deutlich, die entsprechenden Ganglien *x* und *y* zeigen aber bereits Spuren von Histolyse, nur *z* schreitet zu weiterer histologischer Differenzirung fort. Der Übergang der Ganglienleiste zur Vagusplatte (wie ich sie weiter unten benenne, die

Digitized by Google

Commissur der Ganglienleiste zur Vagusplatte) geschieht zwischen dem Vorderrande von *v* und dem Hinterrande von *u*, ventralwärts sieht man aber sehr deutlich die caudalwärts fortschreitende Zunahme der Vaguszellen und Fasern aus Placodenelementen, so dass der Hinterrand der gesammten Vagusplatte in diesem Stadium gleichfalls bis an und über den Hinterrand des Somits *v* hinausreicht. Das Myotom *t*, welches auf der Höhe der eigentlichen ersten Vaguswurzel liegt, zeigt wiederum einige Muskelfasern; dieselben setzen sich caudalwärts an die Fasern von *u* an, sind aber, wie ihre Anlagerung an die Cutislamelle von *t* deutlich erkennen lässt, nicht von *u* nach vorn gewachsene Fasern, sondern autochthon im Somit *t* entstanden. Ja, einige Fasern haben sich von dem Myotom getrennt, liegen näher der Mittellinie und reichen sogar über die Querebene des ersten Vagusastes frontalwärts hinaus in die Glossopharyngeus-Gegend hinein.

An einem zweiten Embryo derselben Größe (XXVII 102) finde ich dieselben Fasern wieder — es ergiebt sich also, dass die Faserbildung des Somits *t* etwas später auftritt, als die von *u*, *v*, *w* etc., was immerhin bei so rudimentären Bildungen nicht unmöglich erscheint; entstehen doch noch später die Muskelfasern des M. rectus externus, über dessen Natur als Product einer viel größeren Zahl von Vorderkopfsomiten, als bisher angenommen ward, kein Zweifel sein kann, wie ich ausführlich an anderer Stelle erweisen werde. Der Embryo 102 zeigt für *u* keinerlei spinale Nervenreste, für *v* jederseits deutliche ventrale Wurzeln, eben so für *w*; hingegen ist das Spinalganglion für *w* auf der linken Seite gänzlich unterdrückt, während rechts ein kleiner Rest besteht, der sich durch zwei Schnitte verfolgen lässt.

Antimerische Ungleichheit und Variabilität dieser Verhältnisse erweist fernerhin ein Embryo von 12 mm Länge (XXVII 350), der auf der linken Seite durch drei Horizontalschnitte sogar den Rest eines Spinalganglions für *v* erkennen lässt, welches sich an der Stelle findet, wo die Ganglienleiste über den dorsalen Somitrand zur Bildung der Vagusplatte schräg nach außen zieht (Commissur). Ventrale Wurzeln für *v* sind auf beiden Seiten vorhanden, *u* zeigt gleichfalls auf beiden Seiten eine beträchtliche Anzahl von Muskelfasern; auch die vorhin von *t* erwähnten Fasern finden sich bei diesem Embryo wieder, reichen sogar auf der linken Seite über den vordersten Vagusast frontalwärts hinaus.

Bei einem Embryo von 14 mm (XXVII 353) prägt sich die

Digitized by Google

Bildung der Muskelfasern des hinteren Abschnittes von *t* noch mehr aus, als bei dem vorigen. Ventrale Wurzeln aber finde ich für *v* nur auf der rechten Seite, für *w* dagegen auf beiden Seiten. Spinalganglienreste sind noch bei *x* und *y* zu erkennen, deutlicher, wenn auch nicht in vollkommener Ausbildung, bei *z*. Der Hinterrand der Vagusplatte hat sich bis hinter das Somit *w* ausgedehnt.

Bei zwei anderen Embryonen von je 16 und 17 mm Länge XXVII 356 u. 359) sind die ventralen Wurzeln von *v*, *w*, *x* etc. sehr deutlich auf beiden Seiten erhalten, eben so sieht man noch Muskelfasern von *t* auf beiden Seiten. Der Vagus hat sich schon mit seinem hintersten Ganglion bis an das Ende des Myotoms *z* caudalwärts hinaus entwickelt und giebt auf dieser Höhe den Nervus lateralis an das Ectoderm ab.

### C. *Heptanchus cinereus.*

Die vergleichende Anatomie hat uns so sehr daran gewöhnt, die Lösung aller Zweifel in morphologischen Wirbelthierfragen von der Untersuchung der Notidaniden zu erwarten, dass es mir aufrichtig leid thut, die Erwartungen zu täuschen, die auf die Ontogenie von *Heptanchus* gerichtet worden sind. Wie in fast allen anderen Theilen des großen morphogenetischen Problems der Abstammung der Wirbelthiere ist auch mit Bezug auf die Occipitalregion *Heptanchus*, so weit ich bisher habe ermitteln können, fast ganz identisch mit anderen Haien, etwaige Abweichungen kommen eher auf Rechnung von Varianten als auf die Recapitulation primitiver Zustände — mit Ausnahme eines, allerdings sehr bemerkenswerthen Verhältnisses, das weiter unten beschrieben werden wird.

Leider haben die jüngsten Stadien, die ich untersuchen konnte, bereits eine Länge von 7—8 mm. In diesem Stadium (XXV 41 u. 64) sind vier Kiemenspalten durchgebrochen, drei weitere noch geschlossen, die letzte aber noch nicht als Sack angelegt. Die Occipitalsomite treten bis an die Querebene des Glossopharyngeus heran, das Somit *t* ist bereits an der Auflösung seiner Urwirbelstructur; bemerkenswerth ist nur, dass sein Höhendurchmesser beträchtlicher ist, als bei den meisten anderen Selachiern, die ich untersuchen konnte; entsprechend geräumiger ist auch die Urwirbelhöhle von *t* und erinnert durch diese Geräumigkeit an die Höhlungen der prootischen Somite, die ja bei den meisten wenn nicht bei allen Selachiern sehr geräumig sind. *u*, *v*, *w* sind ziemlich gleich groß, *x*, *y*, *z*

Digitized by Google

um Geringes kleiner, auf eine Composition dieser Somite deutet vielleicht der dorsale Rand, welcher sehr deutlich in der Mitte eingekerbt ist (Taf. 4 Fig. 1 *v*).

Es ist eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit der Somite von *Heptanchus*, dass ihre dorsalste Partie frühzeitig zu einer großen, nach vorn übergreifenden Blase sich entwickelt (Taf. 4 Fig. 8, Fig. 5 *d. Bl.*). Auch bei anderen Selachierembryonen findet die Bildung eines ausgedehnteren Hohlraums an dieser Stelle statt — aber nirgends erreicht sie einen solchen Umfang, wie bei *Heptanchus*. Bei dem größten der in meinen Besitz gelangten Embryonen, von 23 mm Länge, bilden diese Hohlräume große Ballons, an denen die Somite mit ihren ganzen Myotomen eigentlich nur wie Anhänge erscheinen. Am größten wird die Blase des Somit *v*, welche meist nach vorn über die Vagusplatte hinausreicht (Taf. 4 Fig. 7 *d. Bl.*). Als ich beim ersten Durchmustern der Schnitte diese Blasen gewahrte, verwirrten sie mich derart, dass ich sie für eine zweite Ohrblase hielt, bis ich ihre wirkliche Bedeutung erkannte. Wie es zu dieser Blasenbildung kommt, welches ihre functionelle Bedeutung im Leben des Embryos ist, das bleibt freilich eben so dunkel, wie die Bildung der großen Höhlungen der prootischen Somite, die ja freilich alle durch Verschmelzung einer größeren Anzahl von Somiten zu Stande kommen und in so weit morphogenetisch auf anderer Basis stehen.

An den beiden Embryonen XXV 41 (Taf. 4 Fig. 1—3) und 64 ragt das Somit *u* mit seiner hintersten dorsalen Partie lateral von der Vagusplatte hervor, sinkt dann aber unter dieselbe und bleibt medialwärts von ihr gelagert. Seine mediale Lamelle ist zu Muskelfasern umgebildet, welche bis an die wenigen hinausreichen, welche auch von *t* an seinem hinteren Theile gebildet worden sind.

Das Somit *v* schließt sich mit einem Theile seiner Wandungen so eng an *u* an, dass man kaum eine Grenze gewahr wird. Dass es ganz damit verschmelzen kann, werden wir bei einem anderen Embryo erfahren (Taf. 3 Fig. 9).

Bei dem Embryo 41 habe ich ventrale Wurzeln auf beiden Seiten von *v* (Taf. 4 Fig. 1 u. 2 *v. sp. n.*) angetroffen, bei dem Embryo 64 fehlt dieselbe auf der linken Seite. Das Somit *w* zeigt dafür bei beiden Embryonen nicht nur die ventralen Nerven, sondern auch dorsale Reste, welche noch mit der Ganglienleiste zusammenhängen und bis an die Berührungsstelle der ventralen Nerven mit dem Myotom hinabreichen.

Digitized by Google

Das folgende Stadium, ein Embryo von 9 mm Länge (XXV 67), ist in Horizontalschnitte zerlegt worden. Der Übergang der Ganglienleiste in die Vagusplatte findet wiederum in der Weise statt, dass ein dorsales Stück des Somits *u* lateralwärts über die Ganglienleiste hervorragt, dann aber das Somit *u* unter das Verbindungsstück (Commissur) beider nervöser Gebilde tritt und medialwärts von der Vagusplatte seine Muskelfasern bildet, welche nach vorn über die erste Vaguswurzel hinausreichen und dort mit den wenigen Muskelfasern des caudalen Theils des Somits *t* verschmelzen, die ihrerseits beinahe bis an den Glossopharyngeus heranreichen und dort zwischen den Zellen der vorderen aufgefaserten Abschnitte des Somits *t* und anderer Mesodermzellen verlaufen, aus denen später wahrscheinlich die Fascien des M. subspinalis hervorgehen.

Beide Myotome *v* zeigen deutliche ventrale Nerven, eben so *w* und die folgenden; Spuren dorsaler Wurzeln sind aber weder bei *r* noch bei *w* mehr zu sehen, und bei *x* sind die Derivate der Ganglienleiste sehr reducirt. Die Entwicklung des Vagus ist aber bereits so weit gediehen, dass seine hintere Grenze mit dem Hinterrand des Somits *w* auf gleicher Querebene wahrzunehmen ist.

Ein Embryo von 10 mm Länge (XXV 72), in Horizontalschnitte zerlegt, zeigt auf der rechten Seite die Somite *v*, *u* und *t* zu einer Einheit verschmolzen: sowohl die laterale Cutislamelle, als die medialen Muskelfasern gehen in einander über, ohne dass eine Grenze zwischen den einzelnen Somiten oder irgend eine Zwischenwand zu erkennen wäre. Auf der linken Seite dagegen ist die normale Scheidung der drei Somite erhalten geblieben. Von spinalen Nerven fehlen die ventralen und dorsalen für *v*, beide sind dagegen für *w* vorhanden, wenn auch die dorsalen nur in ziemlich reducirtem Maße; zu bemerken wäre noch, dass auf der linken Seite der ventralwärts auswachsende Fortsatz der Ganglienleiste sich spaltet und zwei neben einander herabsteigende Ganglienanlagen producirt, welche aber beide sehr rudimentär erscheinen.

Bei einem Embryo von 11 mm Länge (XXV 121, Taf. 4 Fig. 4) trifft man aber auf ein bemerkenswerthes Verhalten. Am Ende der Vagusplatte, wo sie in die gewöhnliche Ganglienleiste übergeht, findet sich ein letzter Rest eines dorsalen Ganglions *v*, das aber in caudalwärts gerichteter Krümmung dem hinter ihm für das Somit *w* bestimmten Ganglion sich anschließt und mit ihm zusammenfließt. Auch ventrale Wurzeln für *v* und *w* sind deutlich erhalten.

Bei Embryonen von 12, 14, 16, 19 und 23 mm Länge lässt sich

Digitized by Google

an den Occipitalsomiten nichts erkennen, was irgend welche Veränderung der bereits geschilderten Verhältnisse involvirt.

Wohl aber habe ich Etwas hier mitzutheilen, das die Innervation von *t* bei dem 23 mm langen Embryo (XXV 1) betrifft. Abweichend von allen übrigen, und abweichend von allen Selachiern, die bisher beobachtet worden sind, empfängt das Myotom *t* dieses Embryos einen ventralen Spinalnerven, der ihn der Länge nach durchsetzt und bis in das Myotom *u* eindringt. Dieser mehrere Fasern starke Nerv kommt aber vom Vorderkopf her, läuft seitwärts unter der Chorda entlang und lässt sich mit größter Deutlichkeit bis an die Wurzeln des Abducens verfolgen, von denen er eben so entspringt, wie der eigentliche, frontalwärts gerichtete, zum M. rectus externus oculi gehende Nerv dieses Namens.

Dieser Ramus recurrens des Abducens findet sich in solcher Ausdehnung nur auf der linken Seite des Embryos XXV 1, auf der rechten ist er zwar der Anlage nach vorhanden, aber er reicht nur halb so weit zurück, wie jener.

So wenig wahrscheinlich es ist, dass eine solche Bildung rein zufällig sein sollte, so blieb es doch sehr wichtig, bei den übrigen Embryonen nachzuforschen, ob ein Ramus recurrens des Abducens sich auch bei ihnen fände — und in der That ist es mir gelungen, ihn bei dem 14 mm langen Embryo XXV 124 auf beiden Seiten, wenn auch in reducirtem Zustande wiederzufinden. Von der hintersten Abducenswurzel geht bei diesem Embryo auf jeder Seite ein kurzer, sich schlängelnder, nur eine Faser starker Nerv bis über die Querebene des Glossopharyngeus rückwärts, eben so findet sich bei einem Embryo von 20 mm Länge auf der linken Seite ein kurzer R. recurrens hinter der letzten Wurzel des Abducens. Diese Facta beweisen, dass das Vorkommen des Ramus recurrens kein zufälliges, irgend welche Missbildung oder Anomalie bedeutendes, sondern ein normales, wenn auch der Variabilität unterliegendes Ereignis ist, dessen Tragweite in morphologischer Hinsicht von selbst einleuchtet. Da ich aber an dieser Stelle nur die Occipitalregion des Selachierkopfes zu erörtern habe, so übergehe ich hier die Folgerungen, welche sich für die Natur des Abducens aus dem Vorkommen dieses R. recurrens ableiten lassen; habe ich doch über den Abducens und sein Endorgan, den M. rectus externus, so viel Neues und Wichtiges mitzutheilen, dass füglich darauf verzichtet werden

Digitized by Google

kann, hier davon in doch nur andeutender Weise und mit unzureichender Begründung zu sprechen[1].

### D. *Torpedo ocellata.*

Die ersten Spuren einer Segmentation des Mesoderms zeigen sich bei Embryonen von etwas weniger als 1 mm Länge. Die Gruppirung der Zellen ist von vorn herein keine regelmäßige, es zeigen sich mitten in den Mesodermbanden kleine Risse und Spalten als Continuitätstrennungen, aber weder der Breite noch der Tiefe nach gehen sie regelmäßig vor sich. Eine Art von Attractionscentrum für die Gruppirung der Zellen des späteren Urwirbels ist nicht zu erkennen — und sähe man nicht, dass diese Spalten und Risse im Mesoderm schließlich zur Bildung jener annähernd würfelförmigen Somite führten, so würde man sie überhaupt nicht als im Zusammenhang damit stehend ansehen.

Die ersten Anzeichen einer gewissen Regelmäßigkeit in der Gruppirung dieser Spalten machen sich bemerklich an der medialen Seite der Mesodermbanden in der Nachbarschaft der Chorda. Es scheinen dort auch die Zellen des Mesoderms sich am meisten in eine Art von Reih und Glied zu gruppiren mit geradem Rande gegen die Chorda zu. Die Zellen stehen dort dichter, so dass dieser Innenrand auch schon durch dunklere Färbung hervortritt.

Auf der Mitte der Gesammtlänge treten in querer Richtung die ersten durchgehenden Trennungsfurchen auf, aber noch keineswegs glatt abgegrenzt, sondern vielfach zackig in einander greifend. Die beiden ersten, auf diese Weise begrenzten Somite scheinen auch hier Occipitalsomite zu sein — ob man ein Recht hat, sie nach der FÜRBRINGER-BRAUS'schen Nomenclatur mit *t* oder *u* oder einem diesen benachbarten Buchstaben zu belegen, bleibt um so mehr zweifelhaft, als wir bald erkennen werden, dass diese Nomenclatur bei *Torpedo* nur cum grano salis anwendbar ist, falls man homologe Theile von Squaliden wie *Mustelus*, *Heptanchus* etc. und von *Torpedo* mit demselben Buchstaben bezeichnen will. Erst wenn die Vagusplatte angelegt ist, werden wir die Somite *u* und *v* mit annähernder Sicherheit bezeichnen können, dann aber auch erfahren, dass sie mit den gleichnamigen Somiten von *Mustelus* und *Scyllium* sich nicht vollständig

[1] Auch bei *Acanthias* sind durch NEAL (7 pag. 232 Taf. 4 Fig. 20) Spuren eines rücklaufenden Astes des Abducens nachgewiesen worden.

Digitized by Google

decken. Es herrscht übrigens keine Gleichmäßigkeit in der Anlage dieser ersten Furche, weder in den beiden Antimeren desselben Embryos noch auch bei verschiedenen Embryonen. Die ersten, so abgesonderten Somite sind nicht von gleicher Größe oder wenigstens nicht immer; man geht desshalb schwerlich fehl, wenn man schon in der Anlage der ersten Somite Einflüsse von Verschmelzung annimmt, die sich in so starkem Maße bei allen Selachiern nachweisen lassen. Immerhin aber erkennt man in der Mehrheit der Fälle zwei Somite, welche die übrigen meist an Größe etwas Weniges übertreffen — und ich bin geneigt, diesen Somiten die Bezeichnung *u* und *v* beizulegen.

Vergleicht man diese beiden größeren Somite bei *Torpedo ocellata* mit den ersten größeren von *Mustelus*, so ergiebt sich, dass letztere beträchtlich, wohl um die Hälfte, länger sind, als erstere, wie denn überhaupt die Größenunterschiede der Somite bei Squaliden beträchtlicher sind, als bei *Torpedo*. Aber trotz dieser größeren Gleichmäßigkeit zeigt sich dennoch auch bei *Torpedo* schon in sehr frühen Stadien, dass die Occipitalurwirbel durch Verschmelzung mit kleineren ihre Dimensionen vergrößern. Diese Verschmelzung lässt sich natürlich auch hier nur dadurch erschließen, dass man dem Bereich eines mehr oder weniger isolirten Bezirkes von urwirbelartig angeordneten Mesodermzellen noch einige andere Zellen eingefügt erkennt, die gleichfalls die Spuren von Urwirbelanordnung aufweisen, dabei es aber weder zu der normalen Anzahl noch zu der vollständigen Gruppirung ihrer Zellen zu einem Urwirbel gebracht haben. Bald fehlt es ihnen an der gesammten caudalen Hälfte, bald sind sie ventral nicht mit der Abtrennung von ihrem größeren Nachbar zu Stande gekommen — mitunter sind sie auch zwischen zwei stärkeren Kameraden so eingekeilt, dass sie lateral hervorgedrängt werden und gar nicht zum Contact mit der Chorda gelangen. In dieser Weise ist denn auch der gesammte vordere Bezirk des Kopfmesoderms unvollständig entwickelt — aber Niemand wird zweifeln, dass sich überall, besonders aber auf der medialen Seite, die Tendenz zur Urwirbelbildung zeigt, auch oft genug bis zu unzweifelhaft ganz urwirbelartig ausgebildeten Abschnitten gelangt, die nur darin sich von den Rumpfurwirbeln unterscheiden, dass sie in unmittelbarem Contact mit frontal und caudal gelegenen ähnlichen oder mit weniger distinct urwirbelartig angeordnetem Mesoderm stehen. Mit einem Wort: man hat den Eindruck, als ob das Mesoderm des Vorderkopfes theils zu dicht gedrängt sei, um zu

Digitized by Google

freier Urwirbelbildung durchzudringen, theils mitten im Process dieser Bildung aufgehalten werde und auf halbem oder gar nur Viertelsweg eine andere Entwicklung einschlage, welche, von anderen Bedingungen beeinflusst, zu ganz anderen Bildungen gelange, als zu normalen Urwirbeln. Da es sich aber hier zunächst nur um die Occipitalregion handelt, so lasse ich die Erscheinungen der Entwicklung des Vorderkopfmesoderms auf sich beruhen und will nur noch einige besonders prägnante Variationen in den Verschmelzungsverhältnissen der Occipitalsomite hier näher beschreiben, um dadurch den Beweis zu erbringen, dass es sich dabei um Processe handelt, die viel unregelmäßiger verlaufen, als die bisherigen Angaben der Autoren vermuthen lassen.

Zunächst will ich eine interessante Missbildung beschreiben, die der Embryo XXXVIII 299 darbietet (Taf. 5 Fig. 2). Derselbe misst 1 mm Länge, ist in Horizontalschnitte von 5 $\mu$ zerlegt und zeigt Verdoppelung in der Längslinie. Es existiren zwei Chordae, rechts und links von jeder derselben Mesodermbildungen mit je sieben deutlich gesonderten Urwirbeln. Zwischen beiden Chordae findet sich aber eine unpaare Mesodermanlage mit acht gesonderten Urwirbeln, die aber anders gegliedert sind, als die normalen seitlichen. Die drei hintersten sind seitlich und central gleich groß, dann folgt rechts ein kleinerer und auf ihn zwei größere, links ein etwas größerer als rechts, dann ein beträchtlich größerer, und der siebente (vorderste) geht gleich in den Zusammenhang mit den Mesodermbildungen des Vorderkopfes über. Im Centrum folgt als vierter Urwirbel von hinten ein beträchtlich längerer, so dass sein Vorderrand fast auf gleicher Querebene mit dem fünften rechten sich befindet, dann folgt ein kleinerer fünfter, zwei fast verschmolzene gleich große als sechster und siebenter und ein weiterer vorderster achter, der auch ziemlich lang ist, aber gegen die weiteren vorderen Mesodermabschnitte abgegliedert ist.

Mag nun auch die Missbildung als solche einen Einfluss auf die Gestaltung der antimerischen Ungleichheit ausgeübt haben, so liegt doch eine deutliche Spur der Verschmelzung bei den centralen Urwirbeln 6 und 7 vor; und auf der rechten Seite ist die ungleiche Größe des fünften und vierten Somits bemerkenswerth.

Bei dem Embryo XXXVIII 294 sind neun deutlich geschiedene Urwirbel zu sehen, die beiden hintersten sind etwas kleiner als alle übrigen von fast ganz gleicher Größe auf beiden Seiten. Rechts sind Urwirbel 7 und 8 (von hinten gezählt) mit einander verbunden,

Digitized by Google

aber ein mittlerer Theil zwischen ihnen erscheint so, als wäre das Material, aus denen die zwei Urwirbel hervorgehen, hier für drei bestimmt gewesen. Die Mesodermpartien des Vorderkopfes zeigen eine sehr wahrnehmbare Gliederung in unvollständige Urwirbel auf der medialen Seite.

Noch stärker und im unmittelbaren Anschluss an die hinter und über dem späteren Hyoidsack liegende Partie des Mesoderms zeigt sich diese so zu sagen comprimirte und inhibirte Urwirbelbildung bei dem Embryo XXXVIII 293, und nur voreingenommene Beobachter würden sich hier dem Eindruck entziehen können, dass das ganze Mesoderm bis in die Kopflappen hinein einstens in gleichartige Somite getheilt gewesen sei, und dass nur Wachsthums- und Lageverschiebungen dazu geführt haben, die Deutlichkeit dieses Processes zu verwischen. Aber auch noch mitten in die Region der Occipitalurwirbel erstreckt sich die Wirksamkeit dieser gestaltverändernden Einflüsse, so dass man nach einem größeren, mit deutlicher Höhle versehenen Urwirbel einen Halbwirbel erblickt, der ihm caudalwärts angeschmiegt ist, aber der frontalen Hälfte entbehrt (vgl. bei *Mustelus* pag. 11 und pag. 21). Noch geringer ist der Rest dieses kleinen Somits auf der anderen Seite desselben Embryos — und es bleibt zu bedauern, dass es eben unmöglich ist, solche Miniatur- oder rudimentären Urwirbel in ihrer weiteren Entwicklung zu verfolgen und festzustellen, ob sie allmählich ganz aufgesogen werden oder vielleicht nachträglich noch eine erhöhte Entwicklung erreichen. Auch dieser Embryo zeigt im Ganzen beiderseits neun distincte Urwirbel — aber in der comprimirten Sphäre des Vorderkopfmesoderms lassen sich noch eine Anzahl weiterer Urwirbelanlagen unterscheiden, welche bis in die Region über und vor die spätere Spritzlochregion hineinreichen, also das Material der hinteren Theile des M. rectus externus enthalten, während die Elemente der Mandibular- und Prämandibularhöhle davor liegen resp. noch ungesondert im Entoderm stecken.

Ein älterer Embryo XXXVIII 315 mit ungefähr 11 Urwirbeln hinter dem größten Occipitalsomit beweist gegen die Möglichkeit, eine genaue Zählung dieser Somite durchzuführen, weil vor diesem größten Occipitalurwirbel in den sonst als eine indistincte Masse der Vorderkopfurwirbel betrachteten Mesodermpartien deutlich vier kleinere Urwirbel zu beobachten sind, welche so zweifellos distinct sind, dass man nicht weiß, ob man sie mitzählen soll oder nicht, zumal da vor ihnen wiederum unbestimmt gegliederte, unvollständige

Digitized by Google

Urwirbelabschnitte genug wahrzunehmen sind. Auf der linken Seite dieses Embryos zeigt der größte Occipitalurwirbel lateral- und ventralwärts eine Theilung in zwei gleich große Seitenplattenabschnitte — möglicher Weise eine Andeutung von Verschmelzung, welche in dem dorsalen Urwirbelabschnitt nicht mehr durchgeführt ist.

Embryo XXXVIII 299 von 1 mm Länge zeigt sehr deutlich die Ungleichheit der Urwirbelbildung auf den beiden Körperhälften (Taf. 5 Fig. 1). Ein Blick auf die Abbildung überhebt mich der Nothwendigkeit, es in Worten zu beschreiben.

Die bisher erwähnten Embryonen befinden sich alle noch vor dem Schlusse des Medullarrohres, besitzen noch die offene Medullarplatte. Ich will nun einige Embryonen beschreiben, bei denen die Medullarrohrbildung sich vollzogen hat, die also hinter den großen Occipitalsomiten bereits weitere zwölf und mehr Somite gebildet haben. Ein solcher Embryo XXXVIII 2 zeigt eben so wie der vorige zwischen den zwei großen Occipitalsomiten ein interpolirtes kleineres, das aber nur auf der ventralen Hälfte zu erkennen und in die Seitenplattenregion distinct zu verfolgen ist, während es dorsal verschwindet und sein Zellenmaterial in den Wandungen der benachbarten größeren aufgehen lässt. Auf beiden Seiten sind die Occipitalsomite, je dorsaler die Schnitte liegen (Horizontalschnitte), um so ungleicher in ihrer Ausdehnung, so dass zwar die Zahl auf beiden Seiten übereinstimmt, die gleichnamigen Somite aber in ungleichen Querebenen liegen.

Embryo XXXVIII 1, sagittal geschnitten, lässt die Anlage zweier Kiemensäcke erkennen; hinter dem zweiten, also dem Hyoidsack und späteren Bezirk des N. glossopharyngeus, finden sich dreizehn Urwirbel, von denen nur einer um $^1/_4$ größer ist, als die auf ihn folgenden sechs oder sieben anderen. Dieser größere liegt etwa auf der Höhe der späteren Vagusplatte. Auf der anderen Seite desselben Embryos fasst dieses selbige Somit noch die Wandungen seines Vorgängers in sich, so dass man über ihre Differenzirung oder Zusammengehörigkeit zweifelhaft sein könnte.

Embryo XXXVIII 5 u. 7 sind beide von gleicher Größe und Ausbildungshöhe, besitzen 2 mm Körperlänge und zwei deutlich angelegte Kiemensäcke. Weder die Vagusplatte, noch die Vorniere sind vorhanden, es fehlen also die Bildungen, welche eine Orts- und Größenbestimmung der Somite in so frühem Stadium erlauben. Um aber dennoch die Möglichkeit zu gewinnen, die



Digitized by Google

charakteristischen Unterschiede beider Embryonen anschaulich zu machen, bemerke ich, dass bei gleicher Distanz, von der Höhe des zweiten Kiemensackes ab gemessen, bei Embryo 5 sieben Somite gezählt werden, bei Embryo 7 aber zehn. Diese Zählung ist indess nur dann richtig, wenn man die dorsalen Hälften der Urwirbel zählt, die ventralen zeigen nur neun Somite bei Embryo 7. Ich habe diesen Embryo abgebildet (Taf. 5 Fig. 8—10), weil er den Process der Verschmelzung oder Verwachsung so überaus deutlich erkennen lässt. Man sieht, wie die beiden großen Occipitalsomite auf das allerklarste noch die ursprünglichen Somite, welche durchaus in Gestalt und Größe den normalen Somiten des Rumpfes gleichen, erkennen lassen, das vordere etwas weniger deutlich, das hintere aber so ausgeprägt, dass an dem Factum der Verschmelzung nicht gezweifelt werden kann. Und dennoch, fasst man die mediale Wandung dieser beiden großen Somite ins Auge, so erkennt man sofort, dass bei der Umwandlung ihrer Myotome in Muskelfasern wahrscheinlich die Spuren der Verschmelzung verwischt und squaliden-ähnliche, lange Myotome sich anlegen werden. Bei Embryo 5 ist dieser Verschmelzungsprocess schon durchgeführt — man sieht an der ungleichen Größe der Somite, dass von den vordersten dreien wohl kein einziges in seiner ursprünglichen einfachen Gestalt und Größe erhalten geblieben ist.

Dass die Schnittbilder verschmolzener Somite verschieden ausfallen, je nach der Lage der Schnittfläche, erweist sich übrigens auch an den jeweils am Rumpf vorkommenden, anormalen Verschmelzungen, wie sie auf Taf. 5 Fig. 3—5 abgebildet sind. Bei $\alpha$ handelt es sich um ein Somit, das zwei Seitenplattenabschnitte besitzt, während sich bei $\beta$ eine mittlere Communication hergestellt hat. Vergleicht man diese Abbildungen mit den daneben stehenden Fig. 6 u. 7 und mit Fig. 8—10, so sieht man die Identität der Vorgänge und wird nicht zweifeln, dass die letzteren eben auch nur durch Verschmelzung resp. unvollkommene Theilung zu erklären sind.

Embryo XXXVIII 9 von gleicher Größe und Ausbildung wie 5 u. 7 zeigt keine Spur einer Verschmelzung von Somiten, und man zählt auf derselben Distanz, von der Kuppe des Hyoidsackes an gerechnet, neun Somite von fast ganz gleicher Länge.

Bei fünf in Sagittalschnitte zerlegten Embryonen von 3 mm Länge ist die Anlage des Vagus noch nicht erfolgt, eben so wenig ist eine scharfe Differenzirung der Vornierenanlage zu bemerken.

Digitized by Google

Man muss sich also auch bei ihnen mit anderen Mitteln behelfen, will man die Proportion und die Zahl der Occipitalsomite darstellen. Es würde aber zu weitläufig werden, jeden einzelnen dieser Embryonen in seinen Varianten ausführlich zu beschreiben; genüge es zu bemerken, dass Embryo 78 vier kleinere Urwirbel, von der Kuppe des Hyoidsackes an gerechnet, aufweist, worauf ein größerer, vier mittlere und dann die üblichen Rumpfurwirbel folgen. Wenn ich die Structur der Rumpfwirbel richtig deute, und das Somit $x$ den Anfang der Vorniere macht, so ergäbe sich eine Bezeichnung dieser Occipitalurwirbel nach FÜRBRINGER durch die Buchstaben $r$—$x$! Zu bemerken bleibt aber, dass die bei diesem Embryo deutlich vorhandenen vorderen vier kleinen Urwirbel auf der anderen Seite bereits unklar geworden und Zeichen undeutlicher Verschmelzung oder sonstiger Auflösung zu unbestimmten mesenchymatösen Bildungen gewahren lassen.

Genau eben so verhält es sich mit Embryo 79, bei welchem die vier kleineren vorderen Urwirbel auf der einen Seite kenntlich, auf der anderen in ihren Grenzen durchaus verwischt und nur dorsal zählbar sind.

In noch höherem Maße ist bei Embryo 80 diese Verwischung der Urwirbelgrenzen auf der einen Seite der Fall und ergreift sogar die beiden größeren Occipitalsomite, welche wiederum Spuren von Verschmelzung besonders an ihrer ventralen Partie zeigen, wodurch bewirkt wird, dass an dem größten ein doppelter Antheil der Seitenplatten bemerklich wird, und die Urwirbelhöhle sich sehr in der Längsrichtung ausdehnt. Auf der anderen Seite sind die vorderen kleinen Urwirbel zu drei etwas größeren umgestaltet, also eine verschiedene Gliederung in beiden Antimeren.

Bei Embryo 81 sind die vorderen vier kleinen Urwirbel so verschmolzen, dass sie wie auf einem gemeinschaftlichen Stiele sitzend erscheinen, während die hinter ihnen folgenden, wie bei Embryo 9, alle fast ganz gleich groß sind, kaum größer als die Rumpfurwirbel.

Embryo 82 endlich zeigt ziemliche Gleichmäßigkeit der vorderen und mittleren Occipitalurwirbel, die weder ganz klein noch besonders groß sind. Betrachtet man Horizontalschnitte von 3 mm langen Embryonen, so erkennt man die antimerische Ungleichheit noch leichter und kann wiederum konstatiren, dass die vorderen metotischen Mesodermpartien nur auf der medialen Seite eine Gliederung in Urwirbel aufweisen, während lateral Verschmelzung resp. Verstreichung derselben besteht.



Digitized by Google

Bei Embryonen von 4 mm Länge lassen sich nun schon sicherere topographische Bestimmungen vornehmen, denn die Vagusplatte eben sowohl wie die Vorniere sind deutlich angelegt. Immerhin ist das Zählen der Somite zwischen der hinteren Grenze der Vagusplatte und dem Anfang der Vorniere nicht leicht — einmal, weil die betreffenden Somite nicht in ein und derselben Horizontalebene liegen, also durch Dutzende von Schnitten hindurch verfolgt werden müssen, dann aber auch wegen der Unbestimmtheit beider Punkte zufolge individueller Variation. Im Großen und Ganzen ergiebt sich aber, dass deutlich gebildete Myotome nur noch von der hinteren Hälfte der Vagusplatte an zu erkennen sind, während das Mesoderm neben der vorderen Hälfte frontalwärts bis an die Ohrblase resp. die Glossopharyngeusregion — und natürlich auch darüber hinaus in den Vorderkopf — bereits solche Umgestaltung und Auflösung erfahren hat, dass bestimmte Myotomabschnitte meist nicht mehr zu erkennen sind.

Bei Embryonen von 4 mm Länge ist die Ohrblase noch eine breite, offene, mit runder Vertiefung bestehende Einsenkung des Ectoderms, umgeben von Wucherungen der Ganglienleiste, die — wie ich ausdrücklich gegenüber den seiner Zeit besonders von Rabl aufrecht gehaltenen Behauptungen von einer Unterbrechung durch die Ohrblase hervorhebe (s. pag. 86 Anm.) — dorsal über der Ohrblase ein Continuum bildet und vor ihr Elemente des Facialis, hinter ihr des Glossopharyngeus liefert. Drei Kiemensäcke sind deutlich ausgebildet, der vierte als halbrunde Vorwölbung des Ectoderms angelegt, keiner aber ist durchgebrochen. Hinter dem zweiten Hyoidsack steigt die Zellmasse des Glossopharyngeus herab, hinter dem dritten die des Vagus, dessen Platte eben angefangen hat, sich mit den lateralen Ectoderm-(Placoden-)Elementen zu verbinden und dabei drei Somite seitlich zu bedecken, welche frontalwärts bis auf die Höhe des dritten Kiemensackes gehen. Vor ihnen, also zwischen Vorderrand des Vagus und Ohrblase, ist das in jüngeren Stadien noch deutliche Somitgliederung bewahrende Mesoderm in Auflösung begriffen und zeigt nur eine unbestimmte Masse von dicht gedrängten Zellen, so dass man kaum mehr sagen darf, der Glossopharyngeus liege über oder dicht vor bestimmt zu bezeichnenden Somiten.

Ich lese diese Darstellung von dem Embryo XXXVIII 74 ab, dem aber die übrigen von denselben Dimensionen gleichen. Hinter dem Somit, über welches der Hinterrand der Vagusplatte ventral-

Digitized by Google

wärts sich erstreckt, liegen noch weitere sechs Somite, dann aber folgt dasjenige Somit, mit welchem die Vornierenwucherung ihren Anfang zu nehmen scheint. Ich sage scheint, da eine positive Behauptung misslich ist; diese Wucherung weist eben keine derart bestimmte Grenze auf, die es unbedingt ausschlösse, dass auch das letzte der oben genannten sechs Somite einige Zellen für dieselbe lieferte. Mag man auch immerhin im Allgemeinen darin übereinstimmen, dass die Vornierenbildung gegenwärtig von einem bestimmten Somit ihren Anfang nimmt, so bleibt wohl unzweifelhaft, dass in früheren phyletischen Stadien auch die Occipitalsomite und wahrscheinlich auch die des Vorderkopfes an der Bildung primitivster Nierengestaltungen Antheil nahmen, und desshalb ist es oft nicht möglich zu sagen, ob das letzte oder vorletzte Occipitalsomit noch ontogenetisch an der frühen Bildung der Vornierenwucherung einen dauernden oder vorübergehenden Antheil nehmen.

Bei dem Embryo XXXIII 75 verhalten sich die Dinge im Allgemeinen genau so wie bei 74, nur wäre zu bemerken, dass das zweite Somit hinter der Vagusplatte wieder eine deutliche Spaltung in zwei Ursomite aufweist (Taf. 5 Fig. 6 u. 7), eine Spaltung, welche freilich nur auf der lateralen Hälfte bis auf die Höhe der Chorda hinabreicht; die mediale Wandung bleibt ungespalten und liefert desshalb ein größeres Myotom und einen einheitlichen Bezirk der Seitenplatten.

Bei Embryo 76 kann man wieder von der Kuppe des dritten Kiemensackes bis zu dem, freilich auch hier unbestimmten Anfang der Vornierenanlage neun Somite zählen, von denen aber die ersten drei sehr unbestimmt, mit einander partiell verwachsen, über dem ballonförmig vorgewölbten vierten Kiemensack liegen und wahrscheinlich nur einem größeren Myotom den Ursprung gegeben haben würden. Die nächsten drei Somite sind von beträchtlicherer Länge, und der Vagus geht mit seinem Hinterrande über das vorderste derselben hinweg. Auf der anderen Seite dieses selbigen Embryos sieht man auf das deutlichste, wie das hinter dem Vagus liegende Somit ein kleineres, unter dem Vagusrande befindliches aufsaugt, d. h. so mit ihm verschmilzt, dass das Myotom beider in eins fließt.

Bei Embryonen von 5 mm Länge (XXXVIII 24) compliciren sich die bisher dargestellten Verhältnisse durch die Anlage des fünften Kiemensackes, die Ausdehnung der Vagusplatte nach hinten und die Anlage der Spinalganglien, während die eigentlichen Occipitalmyotome nichts wesentlich Neues aufweisen. Die Ausbildung von Muskelfasern

Digitized by Google

überschreitet frontalwärts nicht die Mitte des dritten Kiemensackes, davor finden sich nur die Auflösungsproducte der kleinen Somite, welche wir bei den 2—3 mm messenden Embryonen kennen lernten. Die hintersten Vagusfasern kreuzen nach wie vor dasselbe Somit, welches sie auch bei den jüngeren Stadien von 4 mm kreuzten, aber der Bogen, welchen diese Fasern dabei machen, wenn sie von der Ganglienleiste erst nach vorn und dann in kurzer Schwingung um das Somit herum nach den hinteren Theilen der Vagusplatte gehen, wird immer concaver — wie es natürlich ist, da der Kiemenkorb sich immer weiter caudalwärts entwickelt, die ursprüngliche Ausdehnung der Vagusplatte dorsal aber dieselbe bleibt.

Die eben beschriebenen Verhältnisse finden sich auch bei weiter entwickelten Embryonen vor, und man könnte versucht sein, sie als die normalen anzusehen, und daraufhin vergleichende Betrachtungen anstellen. Thut man das, so ergeben sich eben Schwierigkeiten, und man fragt sich, ob man ein Recht hat, die drei neben der Vagusplatte liegenden Myotome mit Buchstaben zu bezeichnen, wie sie, von FÜRBRINGER und BRAUS eingeführt, oben bei *Mustelus* und *Heptanchus* Verwendung fanden. Wir nahmen mit jenen Forschern die Bezeichnungen *t*, *u* und *v* als diejenigen an, welche in frühen Stadien die Occipitalsomite am besten bezeichneten, und fanden, dass *t* frontalwärts mit dem Glossopharyngeus, *u* caudalwärts mit dem Hinterrand der letzten Vagusfasern abschloss. Welche Myotome von *Torpedo* würden nun mit diesen Buchstaben zu bezeichnen sein? Dürfen wir die drei medial von der Vagusplatte liegenden Myotome *u*, *t* und vielleicht *s* benennen? Schon durch die Einführung von *s* gehen wir weit aus dem FÜRBRINGER-BRAUS'schen Schema und der damit bezeichneten Auffassung des Gesammtverhältnisses der einschlägigen morphologischen Beziehungen dieser Region hinaus — aber noch um Vieles auffallender wird diese Abweichung, wenn wir des Umstandes eingedenk bleiben, dass das vorderste der drei medialwärts vom Vagus liegenden Myotome bei *Torpedo* nicht einmal über die vordere Grenze des ersten Vagusastes frontalwärts hinausgreift — viel weniger auf der Höhe des Glossopharyngeus zu finden ist! Prüfen wir weitere Instanzen!

Auf Taf. 9 Fig. 3 ist Embryo XXXIII 24 abgebildet von 7 mm Länge. Die beiden Seiten der Vagusplatte sind dargestellt auf dem Horizontalschnitt, die rechte zeigt deutlich zwei Myotome, die linke aber auf derselben Strecke drei! Wie sollen wir nun diese Myotome benennen? Ich habe auf der linken Seite die Buchstaben

Digitized by Google

*r—x* eingezeichnet, auf der rechten sind es aber nur *s—x*. Dies beweist offenbar, wie wenig constant sich die Somite in der Occipitalgegend verhalten und wie sie nicht nur bei derselben Art sondern an demselben Individuum von Einflüssen abhängen, die wir nicht kennen.

Auf Taf. 9 Fig. 4—9 habe ich von demselben Embryo die auf einander folgenden Schnitte abgebildet von der höchsten Kuppe des Somits *v* bis zu dem Schnitte, welcher auf Fig. 3 dargestellt ist. Man sieht, dass das Somit *u* hinten die Vagusplatte umgreift und von *v* deutlich getrennt ist.

Der Embryo XXXVIII 101 dagegen, der eben so groß ist, zeigt den Vagus bis an das Somit *v* herangehend, ja man bleibt zweifelhaft, ob dies auf eine ungleiche Theilung der Somite oder eine nach hinten stärkere Zellzunahme der Vagusplatte zu schieben sei, von der wir noch später in der folgenden Studie sprechen werden.

Nach Braus'scher Auffassung sollen die Occipitalsomite so weit nach vorn »gewandert« sein, dass der Vagus, statt mit Somit *u* abzuschließen, allmählich über Somit *v*, *w*, ja, wenn ich Braus recht verstehe, bis über Somit *x* zu liegen kommt. Von diesen »Wanderungen« der Somite habe ich nichts entdecken können, wohl aber vergrößert sich, wie wir weiter unten erkennen werden, die Vagusanlage caudalwärts, und die Kiemenspalten, ja der ganze Kiemenkorb dehnt sich caudalwärts eben so weit aus, wie Braus die Occipitalsomite frontalwärts vorwandern lässt. Wie Braus zu so sonderbarer Vertauschung der activen und passiven Elemente dieser topographischen Veränderungen gekommen ist, werden wir gleichfalls weiter unten festzustellen versuchen. So gelangt also in diesem 6 mm messenden Embryo auch das Myotom *v* passiv in die mediale Nachbarschaft des Vagus; vor ihm sieht man aber noch weitere drei bis vier Myotome mit Muskelfasern. Ich sage drei bis vier, weil diese Bildungen etwas in einander übergehen. Ich will aber näher bezeichnen, wie diese Myotome zur Vagusplatte liegen: *u* und *t* nehmen die hintere Hälfte ein, und *v* schließt sich mit seinem vorderen Theil noch an, *s* und *r* aber reichen bis an den Vorderrand des eigentlichen Vagus. Somit bleibt bis zum Vorderrande des Glossopharyngeus noch ein Raum übrig, auf welchem weitere zwei Myotome von derselben Länge, wie die eben beschriebenen, Platz haben würden — dieser Raum ist ausgefüllt von Mesenchym, welches aber neben dem Glossopharyngeus eine deutliche Faserung erkennen lässt, nur scheint es sich hier nicht um Muskel- sondern um Sehnen- oder Fascien-

Digitized by Google

bildung zu handeln, während die mehr nach außen gelegenen Zellen für die Cutisbildung bestimmt sind. Da es aber nicht zweifelhaft sein kann, dass diese Fasern den in jüngeren Stadien beschriebenen kleinen Somiten entstammen, so würden wir hier nach FÜRBRINGER-scher Terminologie die Somite *q* und *p* vor uns haben — und wenn wir uns der Gliederung des Mesoderms hinter der Ohrblase in jüngeren Stadien erinnern, wie sie auf pag. 32 ff. beschrieben ward, so stimmt die Buchstabenbezeichnung *p*—*z* mit der dortigen Angabe von elf Somiten überein. Wie das mit den bei *Mustelus*, *Heptanchus*, *Spinax* etc. gefundenen Verhältnissen in Übereinstimmung zu bringen sei, werden wir weiter unten erörtern.

Es muss nun ein begreifliches Interesse haben, bei diesem gegen *Mustelus* und *Heptanchus* wesentlich veränderten Gliederungsverhältnis des Mesoderms von *Torpedo ocellata* zu untersuchen, ob die Gliederung der Spinalnerven sich gleichfalls verändert zeigt. Bisher ist diesen Verhältnissen keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt worden, so dass BRAUS in seiner Arbeit über *Spinax niger* darauf hinweisen konnte, bei *Torpedo* seien ventrale Spinalnerven nicht nachgewiesen — um daran die etwas übereilte Folgerung zu knüpfen, auch dieser Mangel zeuge für die abgeleitetere, weniger primitive Natur der Batoiden. In der That verhält es sich aber ganz anders.

Eine beträchtliche Anzahl von Embryonen zeigen regelmäßige Anlagen ventraler Wurzeln für sämmtliche Occipitalmyotome von *u*—*x*, eine geringere Zahl lässt ventrale Wurzeln sogar für *t* erkennen, so z. B. XXXVIII 96 auf der rechten Seite, ferner 122 gleichfalls auf der rechten Seite, während auf der linken keine Spur dieser vordersten Wurzel zu sehen ist. Bei Embryo 124 ist rechts eine einzige Faser für *t* zu erkennen, links nichts. Embryo 109 zeigt den ventralen Nerven für *u* auf der linken Seite gleichfalls nur aus einer Faser bestehend, trotzdem dieser Embryo 12 mm Länge besitzt, und sehr viel kleinere, z. B. Embryo 122 von 7 mm Länge stärkere Wurzeln aufweisen. Es macht sich also eine starke Variabilität geltend, was ja auch erwartet werden durfte.

Überraschend aber und von weittragender Bedeutung ist das Vorhandensein dorsaler Ganglienreste gegenüber den Somiten *u* und *t* — ja sogar in einigen Fällen gegenüber Somit *s*; Ganglienreste, welche bisher bei keinem Selachier gefunden worden sind. Embryo 96 zeigt rechts in der Nachbarschaft der ventralen Wurzeln von *u* und *t* mehrere Zellen, welche nur als Producte der Ganglienleiste betrachtet werden können, da sie zu diesen ventralen

Digitized by Google

Wurzelresten sich eben so verhalten, wie die rudimentären Ganglienklümpchen, welche der Innenseite der Myotome *v*, *w*, *x* anliegen und dort ähnliche Beziehungen zu den ventralen Wurzeln unterhalten. Es kommt bei diesem Embryo auf der rechten Seite sogar zu Faserverbindungen zwischen den Ganglienresten von *u* und *t*, und auf der linken sieht man von der ventralen Wurzel für *u* eine Faser frontalwärts gegen *t* abgehen, welche wohl ebenfalls sensiblen Ursprungs ist. Embryo 103 zeigt das zu *u* gehörige Spinalganglion von der Ganglienleiste abgelöst neben den sich zu Muskelfasern gestaltenden, medialen Zellen. Dies Ganglion liegt genau ventral von der Stelle, wo die Ganglienleiste das Somit *u* kreuzt, also ventral von dem als Commissur der Ganglienleiste zur Vagusplatte von mir bezeichneten Stück. Desshalb kann freilich auch ein Zweifel bestehen, ob dies Ganglion nicht vielleicht als zu *v* gehörig gerechnet werden könnte, um es dadurch als auf die eigentlichen Vagusganglien folgend betrachten zu können, zumal da bei diesem Embryo die Somite *u* und *v* nicht scharf von einander getrennt sind. Aber damit wäre nicht viel gewonnen, weil ein ähnliches Klümpchen von offenbaren Abkömmlingen der Ganglienleiste sich noch vor dem so eben beschriebenen findet, medial vom Somit *t*, und sogar auf der Grenze zwischen *t* und *s* (Taf. 13 Fig. 4 *Vg.Ggl.*).

Dass dies aber kein isolirtes, als Anomalie zu deutendes Vorkommen sei, beweist Embryo 109, bei welchem neben dem dünnen ventralen Nerven für *u* sich gleichfalls ein kleines Zellklümpchen findet, das nur als Product der Ganglienleiste angesehen werden kann. Embryo 120 zeigt rechts je ein Ganglienklümpchen für *v* und *u*; links fehlen beide und eben so das Ganglion für *w*. Embryo 122 zeigt links ein breites Ganglienklümpchen für *u*, welches mit den beiden ventralen Wurzeln für *u* und *v* in Zusammenhang getreten ist; *v* hat ein kleines Ganglion, das der sog. Commissur, also dem schrägen Stück der Ganglienleiste zur Vagusplatte, ansitzt; *w* und *x* haben nur Andeutungen solcher Reste, die noch dazu verbunden sind; bei *y* zeigt sich das Ganglion in zwei Theile gespalten, deren einer vor, der andere hinter der gleichnamigen ventralen Wurzel gelegen ist. Auf der rechten Seite desselben Embryos Taf. 9 Fig. 1) findet sich bei *w* und *x* keine Spur von Ganglienresten, während für *v* nicht nur oben an der Commissur ein Rest erhalten ist, sondern auch ventralwärts und in Verbindung mit dem ventralen Nerven ein Ganglienklümpchen dem Myotom *v* ansitzt; offenbar ist die Mitte dieses Gesammtganglions geschwunden und

Digitized by Google

nur Anfang und Ende erhalten. Aber wichtiger noch ist ein beträchtliches Klümpchen neben den Muskelfasern des Myotoms *u* und ein kleineres neben Myotom *t*, welches dem dünnen ventralen Nerven für *t* an der Stelle seiner Anlagerung an das Myotom sich ansetzt. Embryo 124 zeigt links Ganglienreste für *u* und *v*, welche von der Commissur abgehen und ventralwärts mit den motorischen gleichnamigen Wurzeln in Verbindung treten. Embryo 126 hat links ein Ganglion für *u*, rechts ein größeres, das den beiden Myotomen *t* und *u* zugehört. Die ventralen Wurzeln für *w*, *x* und *y* sind auf der rechten Seite durch allerhand Ausläufer mit einander verbunden. Embryo 137 (Taf. 9 Fig. 2) zeigt beiderseits neben *u* und *t* beträchtliche Reste von Spinalganglien.

Ich könnte dies Verzeichnis noch wesentlich vergrößern, halte aber die gegebenen Fälle für ausreichend, um das Factum zu erhärten, dass die Somite *t*—*x* sämmtlich mit dorsalen und ventralen Spinalganglien und Nerven ausgestattet sind, die aber, in Rückbildung begriffen, bereits in frühen Stadien die Symptome dieser Rückbildung in verschiedenem Grade erkennen lassen. Alle diese Embryonen sind 6—7 mm lang.

Es muss nun aber betont werden, dass die vordersten der hier beschriebenen Spinalnerven, also die für das Somit *t* bestimmten, noch hinter der Mitte der eigentlichen Vagusplatte liegen, während bei *Mustelus*, und auch nach Braus bei *Spinax*, das Somit *t* vorn vom Glossopharyngeus, hinten vom Anfang der eigentlichen Vagusplatte bedeckt wird. Wenn also für *t* und *u* weder bei *Mustelus* noch bei *Spinax* ventrale oder dorsale Spinalnervenreste vorhanden sind, so muss das eben auf die Ungleichheit und mangelnde Homodynamie dieser Theile bei den Squaliden und *Torpedo* geschoben werden. Die Verschmelzung der Somite bei den Squaliden hat offenbar auch eine Vereinigung der entsprechenden Spinalnerven zur Folge gehabt.

Um so interessanter ist es aber nun, dass auch an den vor *t* gelegenen Theilen der Ganglienleiste, welche der vorderen Hälfte der Vagusplatte zugehören, ja sogar an dem Stück derselben, das bis zur Glossopharyngeuswurzel nach vorn sich erstreckt, Reste von Zellwucherungen und sogar ausgebildete Nerven sich vorfinden, für welche bisher, mit vielleicht einer einzigen Ausnahme, kein Homologon bei Squaliden aufgefunden worden ist. Darüber aber will ich weiter unten, bei Darstellung der eigentlichen Vagusentwicklung, ausführlicher sprechen.

Digitized by Google

### E. *Torpedo marmorata.*

Von allen Selachiern, die ich untersucht habe, gewährt den klarsten Einblick in die Metamerisation des Mesoderms *T. marmorata.* Leider ist das Vorkommen dieser Art ein launenhaftes, durch solche Einflüsse bedingtes, dass es trotz aller Anstrengungen mir nicht gelungen ist, eine vollständige Reihe von Stadien zu beschaffen. Es scheint, dass die Copulation bei *T. marmorata* von der Witterung resp. vom Wärmegrade des Wassers abhängt, und dass dieselbe bei kalter Witterung unterbleibt. Ich bin bereits mehrere Frühjahre ohne jeden Embryo jüngeren Stadiums geblieben; ob sich die Begattung in anderen Regionen vollzieht, oder die Thiere aus dem Golf auswandern, oder ob sie ohne Folgen bleibt, vermag ich nicht festzustellen. Die Begattung soll bereits im Februar stattfinden: im vorigen Jahre (1899) erhielt ich keinen einzigen Embryo, weil der Februar sehr kalt war. In diesem Jahre (1900) habe ich nur wenige bekommen, bei der Öffnung der Thiere ergab es sich aber, dass die Stadien zu jung für meine Zwecke waren. Das Vorkommen der erwachsenen *T. marmorata* ist desshalb auch ein viel selteneres, als das der *T. ocellata*, deren Begattung einen Monat später zu erfolgen pflegt, wenn das Wetter und die Temperatur schon günstiger liegen.

Immerhin verfüge ich über einige Embryonen älteren und einige wenige neueren Datums und gebe hier Bericht über die Aufschlüsse, die sich aus ihnen für das behandelte Problem gewinnen lassen.

Die Sagittalschnitte bestätigen durchaus, was an *T. ocellata* beobachtet ward. An einem Embryo von 1,5 mm Länge, XXXIII 279, dessen Medullarplatte noch keinen Ansatz zur Rohrbildung aufweist, zähle ich sieben deutlich von einander abgegrenzte Somite, das vorderste derselben liegt ziemlich genau in der Mitte des Körpers und ist zugleich das größte. Vor ihm trifft man wieder eine Anzahl undeutlich von einander geschiedener, urwirbelartiger Abschnitte des Mesoderms, die, je näher die Schnitte der Chorda fallen, um so bestimmter ihre Somitnatur erkennen lassen. Das hinterste derselben ist seinem Umfange nach dem auf ihn folgenden vordersten der sieben deutlich geschiedenen Somite gleich, aber es ist so unregelmäßig von Kernen durchsetzt, dass man wohl annehmen darf, zwei kleinere Somite in ihm repräsentirt zu sehen. Vor ihm liegen zwei kleine, durch die Gruppirung der Zellen erkennbare Somite. Vor

Digitized by Google

diesen sind hier und da noch weitere Gruppirungen des Mesoderms in Urwirbelform zu sehen, aber nicht mit Sicherheit als umschriebene Somite zu zählen.

Der Embryo XXXIII 91 misst 2,4 mm Länge und lässt, von jenem größten Occipitalsomit angefangen, caudalwärts zwölf Somite deutlich erkennen. Vor ihm liegt gleichfalls ein beträchtlich großes Somit und ist gegen seine Vormänner eben so deutlich geschieden, wie gegen seinen Nachfolger. Seine Urwirbelhöhle ist größer, als die der übrigen; dies ist vielleicht das einzige Symptom, aus dem sich erkennen lässt, dass es aus Verschmelzung entstanden sei. Vor diesem liegen wieder beträchtlich kleinere, wie wir sie auch schon bei *T. ocellata* kennen lernten; das erste derselben ist etwas größer als die anderen, jedes aber zeigt eine deutliche Urwirbelhöhle, nur die des vordersten geht nach vorn in einen größeren Mesodermspalt über, welcher durch die entweder gar nicht erfolgte oder unvollkommen bewirkte Theilung im Vorderkopfmesoderm bestehen geblieben ist. Auf der anderen Seite verhalten sich die Dinge ähnlich, nur stehen die eben erwähnten vier kleineren Somite in anderen Größenverhältnissen zu einander: das zweite ist das längste, offenbart aber Spuren einer unvollkommenen Theilung in zwei kleinere Somite. Die Medullarplatte dieses Embryos ist noch ihrer ganzen Länge nach offen, ihre Seitentheile sind aber schon aufgebogen, so dass im Querschnitt die Medullarplatte wie die Mondsichel aussehen würde. Kiemensäcke sind noch nicht angelegt, nur bemerkt man eine leichte Erweiterung des Entodermlumens am Vordertheil desselben.

Der Embryo XXXIII 83, der auf Taf. 6 Fig. 1—8 abgebildet ist, misst 2,8 mm Länge. Sein Medullarrohr ist beinahe völlig geschlossen, nur am Vorderkopf, in der Umgebung des späteren Neuroporus, ist es noch in größerem, ovalem Bezirk offen. Eine Scheidung zwischen dem Bereich des Spritzlochsackes und des späteren Hyoidsackes ist eingetreten: beide wölben sich gegen das Ectoderm vor und pressen dabei das Zellenmaterial der Seitenplatten zusammen, resp. drängen es nach vorn und nach hinten aus einander, so dass man erkennen kann, welche Bestandtheile derselben in die spätere Mandibular-, Hyoid- und Glossopharyngeus-Visceralbogenhöhle gelangen werden. Es lässt sich dabei leicht abzählen, wie viel ursprünglich metamerische Abschnitte der Seitenplatten in diese Visceralbogen eintreten, doch soll uns das hier nicht näher beschäftigen: dazu wird bei der Bearbeitung des Vorder-

Digitized by Google

kopfes der richtige Ort sein. Die Occipitalsomite zeigen sich bei diesem Embryo fast ohne Interpolation kleiner Urwirbel, auch machen sich keine wesentlichen Verschmelzungen bemerkbar, während solche am Vorderkopf sehr erkennbar sind. Welche Bezeichnung für die auf Fig. 2 u. 5 abgebildeten Urwirbel die richtige sein würde, ist schwer zu sagen; ob das vorderste der größeren Somite *u* oder *v* sein muss, lässt sich nicht feststellen, da noch keine Spur der Vagusplatte und eben so wenig der Kopfniere angelegt worden ist.

Bei einem eben so alten Embryo von 2,8 mm Länge (XXXIII 92) (Taf. 7 Fig. 1 und 2), dessen Spiracularsack von dem Gesammtlumen des Darmes bereits differenzirt ist, und dessen Somite noch ziemlich frei neben einander liegen ohne sich allzusehr an einander abzuplatten, folgen auf neun ziemlich gleich lange Urwirbel zwei um $^1/_3$ längere, dann ein beträchtlich, beinahe doppelt so großer Urwirbel, dessen Höhle auf dem Längsschnitt bisquitförmig eingeschnürt erscheint, also länger als hoch ist und an der vorspringenden Grenzwand, welche diese Bisquitform hervorruft, noch mehrere Zellkerne aufweist; der dorsale Rand dieses großen Urwirbels ist eingedrückt, so dass er aus zwei ungleich langen Theilen besteht und demnach wohl aus unvollkommener Theilung zweier kleinerer Somite hervorgegangen ist. Auf diesen großen Urwirbel folgen drei von fast gleicher Größe, welche aber nur um Weniges größer sind, als die Rumpfurwirbel; ihre Urwirbelgestalt ist vorzüglich klar und deutlich; vor ihnen liegt noch ein vierter derselben Größe, welcher aber nach vorn nicht von den vor ihm liegenden Partien des Mesoderms getrennt ist, vielmehr mit denselben in einer Weise zusammenhängt, dass die Urwirbelhöhle als ein langer horizontaler Spalt erscheint, der sich bis auf die Höhe des Spiracularsackes, des einzigen bisher annähernd differenzirten Abschnittes des Entoderms, fortsetzt; an verschiedenen Stellen wird aber dieser Längsspalt durch unvollständige Zwischenwände in ungleich große Abschnitte geschieden — Abschnitte, welche unschwer als unvollständig gebliebene Urwirbel wieder zu erkennen sind. Auf der anderen Seite dieses selbigen Embryos sind die Größenverhältnisse wiederum etwas anders: auf die normal großen Rumpfsomite folgen die Occipitalsomite in langsam zunehmender Länge, aber ohne dass ein einzelnes so groß würde, wie das größte auf der anderen Seite. Vor dem größten liegen wiederum vier kleinere Urwirbel, von denen aber die beiden mittleren mit einander so verschmolzen sind, dass ihre

Digitized by Google

Urwirbelhöhle in Eins geflossen ist. Gleichzeitig bemerkt man an ihnen ein Verhältnis sehr deutlich, welches bereits bei *T. ocellata* erwähnt ward und hier nochmals besprochen werden soll. Die Urwirbelbildung resultirt allerdings in einer Sonderung des Mesoderms in annähernd cubische Abschnitte, welche einen Hohlraum umschließen, dessen Wandungen epithelienartig angeordnet sind und aus Zellen bestehen, deren Kern nach außen, deren plasmatische Verlängerung convergirend gegen die Höhle sich richtet. Man würde sich aber irren, wollte man annehmen, dass die Bildung dieser cubischen Abschnitte immer auf einen Schlag und so zu sagen fix und fertig erfolge. Vielmehr geht dieselbe oft genug durch allmähliches Eindringen von Furchen in das am Ende des Körpers befindliche noch ungetheilte Mesoderm vor sich; die Furchen aber dringen von verschiedenen Stellen unregelmäßig vor, so dass der spätere neue Urwirbel sowohl mit seinem Vorgänger, als auch mit seinem noch gar nicht in Abspaltung begriffenen Nachfolger in mehrfachem Wandungszusammenhange verbleibt, der sich erst allmählich löst. So findet man denn caudalwärts bei der fortschreitenden Abspaltung von Urwirbeln von dem unsegmentirten Mesoderm ziemlich häufig, dass drei oder vier Urwirbel, die man bereits als solche zählen muss, doch noch an verschiedenen Stellen ihrer Wandungen mit einander verbunden geblieben sind und erst bei weiter gehendem Wachsthum diese Verbindungen aufgeben. Ähnliche Processe aber finden am Vordertheil des Embryos statt, von den sog. Occipitalurwirbeln angefangen und dieselben in gewissem Sinne eingeschlossen — aber während am Schwanz die fortschreitende Urwirbelbildung zur schließlichen völligen Sonderung des einen vom anderen führt, bleiben am Kopfe an vielen Stellen die Verbindungen zwischen den Urwirbeln bestehen, und es kommt zu keiner Trennung, vielmehr verschmelzen die unvollkommen getrennten Urwirbel zu größeren Einheiten oder wandeln sich zu Mesenchym um oder lösen sich schon histolytisch auf, ehe sie zu einer wahrnehmbaren Individualisation gelangen. Ich erwähne das hier nur, weil die Verbindung der Urwirbel *t* und *s* auf Taf. 7 Fig. 1 u. 2 mir den Anlass dazu bietet. Man sieht nämlich auf Taf. 7 Fig. 1 u. 2, wie die beiden Urwirbel *t* und *s* zwischen sich eine deutliche dorsal-ventrale Trennungsfurche und mit Zellkernen ausgestattete unvollkommene Zwischenwände aufweisen, wodurch sie genau so geschieden werden sollten, wie die entsprechenden Urwirbel auf der anderen Seite; indess bleibt diese Trennungsfurche

Digitized by Google

nur lateral bestehen, greift weder auf die ventrale noch dorsale Wandung und noch weniger auf die mediale über, und die Zwischenwand geht nicht durch die ganze Breite des Somits hindurch, vielmehr zeigt Fig. 1, dass beide Urwirbel verbunden bleiben und vor Allem eine gemeinschaftliche Urwirbelhöhle aufweisen. Andererseits ist der davor liegende Urwirbel, welcher auf der anderen Seite mit seinem Vordermann verbunden war, auf dieser Seite selbständig und nicht mit seinem frontalwärts liegenden Genossen verschmolzen. Es beweisen also alle diese Ungleichheiten und Unregelmäßigkeiten auch hier wiederum, dass es keine durchgreifenden Regeln in der Segmentirung des Kopfmesoderms giebt, dass vielmehr alle möglichen Combinationen und Varianten an der Tagesordnung sind.

Bei einem Embryo von ca. 3,2 mm Länge (XXXIII 96), welcher drei Kiemensäcke in der Anlage erkennen lässt — die Zahl der Urwirbel ist nicht genau zu eruiren, da der Leib gekrümmt ist — sind die Urwirbel des Rumpfes fast alle von gleicher Länge bis zu denjenigen, welche bis zu den sog. Occipitalurwirbeln reichen. Diese erscheinen wesentlich größer, etwa wie 4 : 7 oder gar 4 : 8, d. h. also doppelt so groß. Es sind ihrer vier, und der zwischen diesen vier Occipitalurwirbeln und den Rumpfurwirbeln befindliche ist etwas größer, als der letzteren einer. Auf die vier Occipitalurwirbel folgt dann eine Anzahl von Somiten, welche nicht so scharf geschieden sind, wie diese vier Occipitalurwirbel und auch nicht ganz so groß, aber doch noch größer als die Rumpfurwirbel; vor Allem aber ist zu bemerken, dass sie von ungleichen Längsdimensionen sind, und dass sie nach vorn zu immer ungleicher und in ihren Abgrenzungen oder Zusammenhängen unbestimmter werden, so dass eine genaue Zählung der gesammten, vor den vier großen Occipitalurwirbeln gelegenen Somite nicht möglich erscheint. Es kann also auch bei diesem Embryo die Annahme von der graduellen Längszunahme der Somite bis zum zweiten Kopfsomit (Mandibularsegment) nicht festgehalten werden.

Bei dem Embryo XXXIII 89 von 3,5 mm Länge (Taf. 5 Fig. 16a, b, c) finden sich nur vier Occipitalurwirbel, die um je ein Drittel länger sind, als die Durchschnittslänge der Rumpfurwirbel beträgt. Vor diesen längeren Occipitalurwirbeln bestehen aber sechs kleinere, deutlich geschiedene Urwirbel, deren jeder kaum oder nicht die Länge der Rumpfurwirbel erreicht. Der vorderste dieser sechs kleineren Occipitalurwirbel schneidet ab mit dem dritten

Digitized by Google

Kiemensack, also etwa auf der Höhe des späteren N. glossopharyngeus. Leider sind die Schnitte der anderen Seite desselben Embryos verunglückt, so dass sich nicht ermitteln lässt, ob dieselben Größenverhältnisse der Occipitalsomite auch dort bestehen. Aber an den vorliegenden der einen Seite lassen sich sehr interessante Verhältnisse feststellen, wie es auf den begleitenden Abbildungen geschehen ist. Man sieht nämlich auf das deutlichste (ich habe das durch senkrechte Linien anschaulich zu machen gesucht, welche, nach den seitlich vorhandenen Gliederungen geordnet, die Ungleichheit der medialen Verhältnisse deutlich erkennen lassen), dass die Segmentation der kleineren sechs Urwirbel auf der lateralen Wandung eine andere ist, als auf der medialen, der Chorda zugewandten, dass mehr Somite lateralwärts zu erkennen sind, als medialwärts. Da nun aber die eigentlichen Myotome, d. h. die Muskelfasern bildenden Abschnitte in der medialen Lamelle liegen, so ahmen sie auch deren Metamerisation nach, es bilden sich also weniger Myotome aus, als ursprünglich Somite angelegt worden sind.

Bei einem anderen Embryo von 3,6 mm Länge (XXXIII 94), mit deutlicher angelegten drei Kiemensäcken, folgen auf die beträchtliche Zahl gleich langer Rumpfsegmente, die sich dicht an einander abplatten, fünf allmählich an Länge zunehmende Occipitalsegmente, deren vorderstes schließlich doppelt so groß ist, als ein Rumpfsegment. Dann folgt ein Urwirbel, der in seiner dorsalen Längslinie sogar dreimal so lang ist, als ein normaler Rumpfurwirbel, der aber in seiner ventralen Partie eine deutliche Spaltung auf seinem vorderen Drittel erkennen lässt. Vor ihm liegen wieder undeutlich geschiedene, in einander übergehende Urwirbel, welche aber einen wesentlich geringeren Längsdurchmesser haben würden, wären sie von einander zu trennen. Auf der anderen Seite dieses selbigen Embryos erkennt man, nach den normalen Rumpfurwirbeln, sechs Occipitalurwirbel von annähernd gleicher Länge, deren jeder etwa $^1/_3$ länger ist, als die Rumpfurwirbel, und deren vorderster bis an die hintere Grenze des dritten, in der Anlage befindlichen Kiemensackes reicht. Über diesem Kiemensack befinden sich weiter zwei ziemlich deutlich von einander zu unterscheidende Urwirbel, die jeder um ein Geringes kleiner als einer der sechs Occipitalurwirbel sind. Dies sind lauter metotische Urwirbel, denn die Ohranlage liegt zwischen dem zweiten und dritten Kiemensack. Auch hier ist also die Regel der frontalwärts an Länge zunehmenden Somite illusorisch.

Digitized by Google

Ich könnte noch eine Reihe ähnlicher Varianten desselben Themas aufführen, aber es würde dabei nichts Wesentliches gewonnen. Nur ein Verhältnis möchte ich auch hier noch des Näheren beleuchten, weil es weiteres Licht auf das Zustandekommen der großen Occipitalsomite wirft. Der Embryo XXXIII 80 lässt zwischen großen Occipitalurwirbeln einen ganz kleinen erkennen, der kaum halb so groß ist, wie die kleinen Rumpfurwirbel, und auch nur auf der äußeren Seite der Mesodermplatten zu erkennen ist (Taf. 7 Fig. 3—6 $\alpha$). Dies ist kein isolirtes Vorkommen: solcher ganz kleiner Urwirbel zwischen den Occipitalsomiten wird man bei *T. marmorata* öfters gewahr — an dem vorliegenden Embryo findet er sich auf beiden Seiten, bei anderen auch oder nur auf einer Seite (Taf. 5 Fig. 11 u. 12 $\alpha$ und 13 u. 14). Auf Horizontalschnitten zeigt sich bei *T. marmorata* vielleicht noch deutlicher, als bei anderen Selachiern, wie die Bildung der Occipitalsomite bedingt und beeinflusst ist von Hemmungs- oder Rückbildungstendenzen. Worin diese Einflüsse bestehen oder bestanden haben und welche Umgestaltungen sie besonders hervorgerufen haben, werden wir weiter unten zu betrachten haben. Hier sollen zunächst nur die thatsächlichen Befunde erwähnt werden.

Bei einem Embryo von 1,5 mm Länge (XXXIII 280), welcher also eben so lang ist, wie der Embryo 279, der in Sagittalschnitte zerlegt war, kann man auch mit größerer Genauigkeit als bei dem sagittal geschnittenen die Vorderkopfsomite zählen und ihre Beziehungen zu einander feststellen. Es sind auf beiden Seiten dieselben sieben Somite vorhanden, welche von der hinteren Körperhälfte des Embryos 279 beschrieben wurden; vor dem ersten und größten dieser sieben befindet sich ein eben so großer, der aber, wie bei jenen, nicht so berührungs- oder verschmelzungsfrei ist mit den vor ihm liegenden Mesodermtheilen, wie sein Nachfolger. Wir haben also in der Mitte des Körpers zwei größte Somite; vor dem vorderen der beiden liegt aber das in weniger individuell gesonderte Somite getheilte Kopfmesoderm. Aber auf den dorsaler geführten Schnitten schwindet einigermaßen die Unsicherheit über die Zahl der nach vorn gelegenen Somite; man kann dieselbe vielmehr auf beiden Seiten annähernd auf sechs bis neun feststellen. Dass sie nicht mit positiver Sicherheit abgezählt werden kann, liegt an der unvollkommenen Theilung, die auf beiden Seiten wieder ihr Wesen treibt. Diese unvollkommene Theilung zeigt sich besonders darin, dass auf den verschiedenen Schnitten eine verschiedene Zahl von



Digitized by Google

Somiten zur Erscheinung kommt, und zwar verschwinden einige, so zu sagen angefangene Urwirbel auf mehr ventral liegenden Schnitten und gehen in den gemeinsamen Verband mit ihrem Nachbar auf. Es macht den Eindruck, als fehle es an Platz für die freie Entfaltung der »beabsichtigten« Zahl der Urwirbel, und einige seien durch den Druck ihrer Nachbarn gezwungen, ihre Selbständigkeit aufzugeben. Ich muss übrigens noch hinzufügen, dass es sich hier nur um diejenigen Urwirbel des Vorderkopfes handelt, welche bei Horizontalschnitten gleichfalls noch in horizontaler Lage getroffen werden; diejenigen, welche sich mitsammt der Chorda auf resp. neben der abwärts geneigten Partie des Entoderms befinden — also besonders die Theile, aus denen die Mandibularhöhle und ein Theil des von Alters sog. Somits III (aus welchem, nach der Tradition, der M. rectus externus hervorgehen soll) — sind bei dieser Betrachtung nicht berücksichtigt worden. Dass sich auch bei diesem vordersten Theil des Embryos die Gliederung in Somite beobachten lässt, und welche Erscheinungen dabei eintreten, wird an anderer Stelle ausführlich dargelegt werden.

Auf diesen Horizontalschnitten lässt sich am besten beobachten, wie weit in der Querebene des Körpers die Trennung in discrete Somite in der Occipital- und der Vorderkopfregion geht. Während die Rumpfsomite und auch noch die großen Occipitalsomite durch ihre ganze, von Dorsalschnitten getroffene Ausdehnung in ziemlich regelmäßige Quadrate eingetheilt werden, d. h. solche, die mediale und laterale, vordere und hintere Seiten aufweisen, sind die vor den großen Occipitalsomiten liegenden Urwirbel nur mit einer deutlichen medialen und je einer halben Vorder- und Hinterseite von einander geschieden — die laterale und die auf der lateralen Seite liegenden Hälften der Vorder- und Hinterseite sind nicht durch scharfe Begrenzung von einander getrennt, vielmehr geht das Zellmaterial des Mesoderms hier anscheinend regellos in einander über.

Ob dieses Zusammenfließen der lateralen Theile wiederum auf »Raummangel« zu schieben ist, weil doch an diesen Bezirken des Körpers durch die bald auftretenden Kiemensäcke das Mesoderm verdrängt und zusammengepresst wird, oder ob es schon auf erblichen Einflüssen der Hemmungsbildungen beruht, die hier durch die Entwicklung der Sinnesorgane, der Gehirnbeuge und der späteren Schädelbildung in der Unterdrückung der Muskulatur sich aussprechen, möge einstweilen unentschieden bleiben: die Erörterung solcher Fragen setzt die vorherige Schlichtung der allertiefst greifenden, über den

Digitized by Google

morphogenetischen Entwicklungsgang der Wirbelthiere bestehenden Controversen voraus. Betonen aber möchte ich, wie diese frühzeitige Auflösung der lateralen (Cutis)-Lamellen der vorderen Somite die Bildung der Anschauungen begünstigt hat, welche einen vorderen unsegmentirten Theil des Kopfes annehmen. Wie auch noch andere wichtige morphologische Fragen über die Bildung der Vorderkopfnerven und über den morphologischen Werth der Ganglien- oder Nervenleiste davon beeinflusst worden sind, werden wir an anderer Stelle erfahren. Hier begnüge ich mich damit, diese Betrachtung ausgesprochen zu haben.

Embryo XXXIII 281 von 1,8 mm Länge (Taf. 7 Fig. 7) gleicht dem vorhergehenden in allen wesentlichen Dingen und lässt sich als ein vollendetes Muster für die durch Verschmelzung oder unvollkommene Theilung zu Stande kommenden größeren Occipitalsomite verwerthen, weil an ihm auf beiden Seiten und an verschiedenen Stellen die vorher erörterte, durch enges Aneinanderliegen bewirkte Verbindung zweier, auf den dorsaler gelegenen Schnitten auf das klarste als getrennte Urwirbel angelegten Somite zu sehen ist, und zugleich die Ungleichheit der beiden Körperhälften zu Tage tritt. Ähnliche Ungleichheiten zeigt Embryo XXXIII 272 von 3 mm Länge, der auf Taf. 9 Fig. 10 u. 11 abgebildet ist.

Im Gegensatz dazu zeigt Embryo XXXIII 278 von 2 mm Länge dieselben Somite bis auf die höchste dorsale Kuppe verschmolzen, welche bei 281 und 280 dorsal noch die deutliche Scheidung in zwei kleinere Somite offenbaren und erst auf tiefer gelegenen Schnitten die Verschmelzung vornehmen; durch keine Furche oder Zwischenwand wird angedeutet, dass es sich hier um Verschmelzung gehandelt hat. Es kommt noch hinzu, dass die beiden Seiten wieder sehr ungleich erscheinen, wie das fast vorauszusehen war, da die Verschmelzungen selten auf beiden Seiten in gleichem Rhythmus vor sich gehen.

Bei zwei um Weniges älteren Embryonen XXXIII 276 und 277 hat sich schon die Medullarplatte beiderseits aufgerichtet und steht im Begriff sich zu schließen. Das Mesoderm des Vorderkopfes scheint sich noch mehr in Bedrängnis zu befinden, wie und wo es für die ihm innewohnende Tendenz, Somite zu bilden, Raum finden soll; die Unregelmäßigkeit in Lage und Größe der urwirbelartigen Bestandtheile ist in Folge dessen noch größer als vorher. Ginge sie noch etwas weiter, wie es z. B. bei *Pristiurus* der Fall ist, so würde es kaum mehr möglich sein, auf die ursprünglich vorhandenen



Digitized by Google

Gebilde einen Rückschluss zu machen, und man könnte dann wohl zu der Behauptung gelangen, die ja auch von den meisten Forschern bisher aufrecht gehalten worden ist, es handle sich entweder um sehr viel weniger Somite im Kopf, zumal im Vorderkopf, oder aber es fände gar keine eigentliche Somitbildung mehr statt, der Vorderkopf sei in die Metamerisation des Gesammtkörpers nicht einbegriffen. *Torpedo marmorata* von 1,5—2,5 mm Länge widerlegt derlei Zweifel und irrige Meinungen auf das bündigste.

### F. *Scyllium canicula.*

Ein Embryo XXXVII 485 von 1,8 mm Länge zeigt auf Sagittalschnitten zehn deutlich geschiedene Somite und frontalwärts eben so wie caudalwärts von ihnen eine beträchtliche Strecke Mesoderm, welche als unsegmentirt erscheint. Caudalwärts ist sie das wirklich, frontalwärts werden wir sehen, dass es sich anders verhält. Das Nervenrohr ist nur noch vorn in der Mittellinie offen, etwa von dem vorderen Drittel der Gesammtlänge an, aber auch da sind die Medullarplatten schon steil in die Höhe gebogen. Die Chorda und das Entoderm laufen vorn in eine gemeinsame knopfförmige Spitze aus, die eher etwas aufwärts, als abwärts gebogen ist, so dass also noch keine Spur anfangender Hirnbeuge besteht.

Die zehn Urwirbel sind in der Größe nicht wesentlich von einander verschieden, nur der hinterste steht etwas zurück, was aber seiner Unentwickeltheit zuzuschreiben ist. Gegenüber den Urwirbeln von *Torpedo* fällt die Unregelmäßigkeit auf, welche die äußere Gestalt der *Scyllium*-Urwirbel offenbart: kein einziger hat eine wohlgeformte Würfelgestalt, bei allen finden sich abgerundete Ecken, zackige und ungleiche Seiten, und alle liegen ziemlich locker neben einander. Die vier vordersten lassen wohl eine kleine Größendifferenz gegenüber den hinteren erkennen, aber sie ist nicht so beträchtlich, wie wir sie bei *Mustelus* sahen; — ein geübtes Auge würde sofort erkennen, dass der vorliegende Embryo weder *Mustelus* noch *Torpedo* angehören kann.

Vor dem vordersten der zehn Somite zeigt sich das Mesoderm in sehr unregelmäßiger Gestalt. Bestimmte Abschnitte lassen sich nicht erkennen: ein Längsspalt geht parallel der Chorda bis nach vorn, aber kein einzelner Schnitt zeigt ihn ununterbrochen, vielmehr immer nur in einzelnen, längeren oder kürzeren Abschnitten. Regelmäßig oder selbst unregelmäßig eingekerbte Abschnitte der medialen

Digitized by Google

Lamelle sind nicht zu erkennen, also irgend welche auch nur entfernte Ähnlichkeit mit den Verhältnissen des Vorderkopfes von *Torpedo* ist entweder nicht vorhanden, oder so verwischt, dass man auf ihr früheres Vorhandensein nicht schließen würde, hätte man nicht den Zustand von *Torpedo* gekannt.

Ganz besonders zackig und unregelmäßig gestaltet sind die lateralen Wandungen der Somite und ihr Übergang in die Seitenplatten. Auch darin unterscheidet sich *Scyllium canicula* von *Mustelus* und eben so von *Torpedo*.

Ein zweiter Embryo XXXVII 487 von gleicher Größe, dessen Nervenrohr nur um Weniges weiter geschlossen ist, zeigt eine interessante Variante gegenüber dem vorhergehenden. Aus dem Vorderkopfmesoderm hat sich vor dem ersten größeren Urwirbel noch ein ziemlich deutlicher kleinerer differenzirt, der aber als solcher nur auf einem Schnitt zu erkennen ist; auf dem nächsten lateralen eben so wie auf dem nächsten medialen Schnitt ist diese Differenzirung nicht mehr wahrzunehmen; sie beruht auf einer kleinen, mit Kernen versehenen Zwischenwand, die von der lateralen Wandung gegen die Urwirbelhöhle vorspringt. Vor diesem kleinen Urwirbel geht die dorsale Wandung des Kopfmesoderms, der ventralen dicht aufgelagert, so dass fast keine Spur eines Längsspaltes zu sehen ist, bis nach vorn, wo Mesoderm, Chorda und Entoderm noch undifferenzirt sind.

Bei einem dritten Embryo gleicher Größe XXXVII 562 findet sich zwischen dorsaler und ventraler Wandung des Kopfmesoderms vor dem ersten deutlich isolirten Somit ein sehr beträchtlicher Zwischenraum, der sogar schon an die späteren blasen- oder ballonförmigen Gestalten der Vorderkopfhöhlen erinnert. Auch lässt er eine schwache Spur von Einschnürungen erkennen, als sollte er in drei separate Hohlräume geschieden werden. Die dorsale Wandung über diesen Hohlräumen deutet gleichfalls durch kaum wahrnehmbare Vertiefungen eine gewisse Gliederung an. Die isolirten Occipital- und Rumpfurwirbel gleichen durchaus denen der vorher beschriebenen Embryonen, besonders auch in der räumlichen Isolirtheit jedes einzelnen Somits, die sich unter einander entweder gar nicht oder nur mit wenigen Zellen berühren.

Etwas weiter entwickelt ist Embryo XXXVII 564, obschon kaum von größerer Länge. Ich zähle bereits 17 deutliche Urwirbel; das Medullarrohr ist geschlossen, nur der vordere Neuroporus ist noch offen. Der vorderste Theil des Entoderms bildet eine beträcht-

Digitized by Google

liche Höhlung, und die Hirnbeuge hat schon eingesetzt. Die Somite der Occipitalregion und die vorderen Rumpfsomite haben ihre Gestalt nicht verändert: unregelmäßig, nicht Quadrate, nicht Kreise, liegen sie auf den Schnitten in deutlichen Zwischenräumen neben einander. Die Urwirbelhöhle der vorderen und größeren Somite ist etwas länglich — ja die des vordersten setzt sich nach einer Einschnürung in den Längsspalt des Vorderkopfmesoderms fort, wird dann aber noch mal eingeschnürt, so dass sich auch hier vor dem größten Occipitalsomit drei weitere Andeutungen von Somitbildung vorfinden, deren Wandungen aber doch in einander übergehen. Dass es sich in der That um eine unregelmäßige Somitbildung handelt, sieht man am besten auf etwas seitlich geführten Schnitten, wo die Übergänge der Somite in die Seitenplatten stattfinden. Die letzteren sind durch den eben einsetzenden Beginn der Kiemensackbildung bereits aus einander gedrängt: sowohl der Spiracularsack als auch der Hyoidsack fangen an, sich seitlich auszuwölben, und dadurch werden, besonders durch letzteren, die Seitenplatten der vorderen Occipitalsomite caudalwärts, die davorliegenden frontalwärts verschoben. Dadurch kann man topographische Bestimmungen gewinnen, muss sich aber davon überzeugen, dass eine halbwegs klare Metamerisation des Vorderkopfs bei *Scyllium* nicht mehr stattfindet. Eine klare Metamerisation nenne ich eine Somitbildung, wie sie uns *Torpedo* auch noch im Vorderkopf zeigt. Bei *Scyllium* ist sie aber bis auf geringe Spuren unterdrückt; was wir in späteren Stadien an gesonderten Abschnitten des Kopfmesoderms antreffen werden, ist keineswegs die ursprüngliche, vielmehr eine durchaus abgeleitete Eintheilung. Doch darüber weiter unten Näheres!

Ein Embryo XXXVII 575, der seiner bereits eingetretenen Kopfbeuge halber nicht größer als 2 mm ist, aber schon 18 deutliche Urwirbel zählt, und dessen Medullarrohr ganz geschlossen ist — sogar der vordere Neuroporus ist eben verlöthet —, lässt einen beträchtlicheren Größenunterschied zwischen den Occipitalsomiten erkennen, und zugleich auch unregelmäßige Zusammenhänge der davor liegenden Mesodermabschnitte. Aber ganz besonders charakteristisch sind wiederum die etwas seitwärts geführten Schnitte durch die Occipitalregion, weil sie eine ziemlich deutliche Composition der Occipitalsomite offenbaren. Allerdings sind die Gestalten, welche sich da ergeben, recht unregelmäßige, und Wer sich nicht an die Betrachtung dieser Theile gewöhnt und sein Auge fähig gemacht hat, leise Andeutungen aufzufassen, würde schwerlich irgend einen Zusammenhang

Digitized by Google

herauslesen. Das größte Somit liegt hinter der Kuppe der Hyoidtasche, vor ihm zwei kleinere, an die sich dann das zusammenhängende, aber unregelmäßig gestaltete Vorderkopfmesoderm anschließt, das über der Kuppe des Spritzlochsackes umbiegt und mit der Hirnbeuge abwärts zur Bildung der späteren Mandibularhöhle schreitet.

Bei einem Embryo XXXVII 479 von 4 mm Länge (Taf. 10 Fig. 6) trifft man auf ein Stadium, in welchem durch die Ausbildung der Kiemensäcke und der Nerven die Topographie durchaus sichergestellt ist. Drei Kiemensäcke sind deutlich angelegt, die beiden vordersten im Begriff durchzubrechen. Die Vagusplatte bedeckt ein großes Somit von der Seite, lässt aber den hintersten dorsalen Winkel frei, so dass derselbe über die Vagusplatte lateral und dorsal hinausragt. Dadurch giebt sich dieses Somit als *u* zu erkennen, und sein Vorgänger als *t*. Dieses steht mit dem frontalwärts gelegenen Vorderkopfmesoderm in innigem Contact, wie es ja auch bei den jüngeren Stadien der Fall ist und besonders an Horizontalschnitten hervortritt. An dem vorliegenden Embryo aber kann man in diesem vor *t* liegenden Mesoderm durch die Conformation der Contouren und die Disposition der Zellkerne noch deutlich die Reste einer früheren Urwirbelbildung gewahr werden und zählt bis auf die dorsale Kuppe des Hyoidsackes vier solcher urwirbelartigen Abschnitte, von denen der hinterste und größte caudalwärts von dem Glossopharyngeus liegt, der dritte gerade von ihm bedeckt wird, und die beiden vorderen vor ihm und unter der Ohrblase folgen. Wer die Somitbildung des *Torpedo*-Embryos kennt, wird bei diesem Anblick sofort an Bilder erinnert, die mit viel größerer Bestimmtheit und Regelmäßigkeit dort immer anzutreffen sind; er wird diese Disposition des postotischen Mesoderms bei *Scyllium* nicht für eine willkürliche oder nichtssagende Gruppirung halten, sondern darin die Recapitulation einer alten Vergangenheit erblicken, die auch den Vorfahren von *Scyllium* eine größere Zahl discreter Somite vindicirt, als die bisherigen Beobachtungen und Darstellungen anerkennen wollten. Und da dieselben Andeutungen kleiner Somitbildung auf beiden Seiten des Embryos zu erkennen sind, so gewinnt diese Thatsache eine ansehnliche Bedeutung für die Entscheidung der Frage, ob die Somitbildung bei *Torpedo* oder die bei *Mustelus* (oder *Spinax* resp. anderen eigentlichen Haien) die ursprünglichere Disposition treuer recapitulirt. Man würde also für das vorliegende Stadium keine Schwierigkeiten haben, in dem Somit *t* auch die

Digitized by Google

Somite *s*, *r* und *q*, die wir bei *Torpedo* gefunden haben, wiederzuerkennen, nur darin würde vielleicht diese Bezeichnung unrichtig sein, dass sie *t* hier überhaupt zur Verwendung brächte, weil nämlich wahrscheinlich das Somit *t* eines *Torpedo* in dem Somit *u* von *Scyllium* mit einbegriffen ist. Jedenfalls aber entspricht das Somit *u* und *t* von *Scyllium* den gleichnamigen Somiten von *Mustelus* und, nach der Darstellung Braus', von *Spinax*, wodurch denn auch implicite für diese beiden Formen eine ursprünglich größere Zahl gesonderter Occipitalsomite angenommen werden müsste.

Das Somit *u* ist bei diesem Embryo übrigens nicht größer, als sein Nachfolger *v*, beide lassen eine große Urwirbelhöhle erkennen und gleich große Myotomanlagen.

An einem 5 mm langen Embryo XXXVII 480 zeigen sich durchaus ähnliche Verhältnisse, nur ist die Composition von *t* aus vier kleineren Urwirbeln nicht deutlich oder bereits durch weitere Auflösungen verwischt. Die Umwandlungen der medialen Lamellen zu Muskelzellen und Fasern sind regelrecht vollzogen — und Niemand würde zweifeln, dass die Somite resp. Myotome *u* und *t* uranfänglich einheitliche Metameren gewesen seien. Dass es am Vorderkopf, in der prootischen Region weniger »programmmäßig« bei der Bildung der »Mesodermsegmente« hergeht, braucht uns hier nicht zu beschäftigen, das wird später sehr eingehend und befriedigend geschehen.

Embryo XXXVII 612 von 6 mm Länge ist bemerkenswerth durch die auf beiden Seiten auf das deutlichste zu beobachtende Verschmelzung der beiden Somite *u* und *v*, so dass eine gemeinsame Höhle der Länge nach durch beide geht, die sich sogar rechts noch mit der Höhle von *t* in Verbindung setzt — somit an das Verhalten erinnert, das wir bei einem *Heptanchus*-Embryo kennen lernten. Auch die bereits vorhandenen Muskelfasern scheinen ohne Unterbrechung in Zusammenhang mit einander zu stehen.

Bei Embryonen von 8, 10 und mehr Millimeter Länge findet sich nur noch eine Spur von Muskelfasern von *t*, wogegen *u* noch deutliche Myotombildung offenbart, also Erscheinungen, wie sie auch Braus von *Spinax* berichtet, und wie sie überhaupt typisch sind. Braus erwähnt aber noch anderer Erscheinungen, auf welche ich schon oben pag. 39 hinwies und an dieser Stelle näher eingehen möchte, weil *Scyllium* sich gerade sehr gut dafür eignet, dieselben zu erörtern.

Braus legt wiederholt größten Nachdruck auf die Verschiebungen, welche zwischen den Somiten und der Vagusplatte stattfinden, und

Digitized by Google

bemüht sich, nachzuweisen, dass die Somite »nach vorn wandern«. Als Beweis für diese »Wanderungen« der Somite sieht er ihre Lagenveränderung gegen den caudalen resp. rostralen Vagusrand an. Er erwähnt z. B. vom Somit *u* (6. pag. 466): »Die Lage des Somit *u* bei *Spinax* ist anfänglich eine derartige, dass fast die ganze vordere Hälfte über den caudalen Rand des Vagus nach vorn hinausragt. Sie liegt dabei medial vom Vagus, wird also von ihm bedeckt. Der hintere, etwas größere Theil des Somit liegt bei seitlicher Ansicht hinter dem Vagusrand frei vor. In älteren Stadien verschiebt sich das Somit nach vorn und liegt völlig medial vom Vagus. An seinem vorderen Rand treten Muskelelemente vom Somit *t* in ihn ein; er selbst verbindet sich mit dem folgenden Urwirbel *v* an den meisten Stellen. Nur an einigen ist die ursprüngliche Trennung stets erkennbar. An solchen Stellen sieht man, dass der hintere Rand über den caudalen Rand des Vagus rostralwärts verschoben ist. Der vordere Rand ragt über den rostralen Rand des Vagus hervor, ist aber dort nicht weiter zu verfolgen, da die Stärke des Zerfalls nichts Genaues mehr erkennen lässt. In den folgenden Stadien ist Somit *u* gänzlich verschwunden.«

Mutatis mutandis ließe sich diese Darstellung auch auf *Scyllium* übertragen — und auch mit allen übrigen Selachiern mag es ähnlich stehen. Aber Braus scheint der Meinung zu sein, dass der active Factor dieser Verschiebungen das Somit, nicht die Vagusplatte sei — und dagegen möchte ich Einspruch erheben. Sicherlich ist nicht zu leugnen, dass auch die Bestandtheile des Somits Veränderungen durchmachen — so z. B. die Auflösung der Cutislamelle behufs Cutisbildung am Ectoderm; ferner die Umwandlung der Zellen der medialen Lamelle zu Muskelfasern, wodurch die Länge des Somits einige Veränderungen erfährt, da die Fasern nicht alle an derselben Stelle anfangen und aufhören. Aber dennoch liegt nicht in diesen inneren Umwandlungen des Somits die Hauptursache der relativen Ortsveränderung zwischen ihm und der Vagusplatte, vielmehr ist der viel veränderlichere Factor die Vagusplatte, welche eine außerordentliche Zunahme und Complication und damit natürlich auch eine entsprechende Ortsveränderung erfährt.

Die Vagusplatte erlangt zunächst durch die allmählich eintretende und in starker Progression zunehmende Bildung ihrer motorischen Fasern eine Volumvergrößerung, die ihre Ränder caudalwärts verschiebt, und sie würde von Anfang an sogar über Somit *v* und *w* hinüberreichen, wenn die hintersten Accessoriusfasern in der

Digitized by Google

Richtung der Querebenen ihres Austritts verliefen. Statt dessen verlaufen sie schräg nach vorn und verlassen das Medullarrohr in sehr spitzem Winkel, um in die Vagusplatte einzudringen. Immerhin aber verschiebt sich der caudale Rand der Vagusplatte durch die Aufnahme und Einfügung dieser hintersten Accessoriusfasern nicht unbeträchtlich — und wir werden weiter unten sehen, wie sogar bei *Torpedo* isolirte Faserbündel des Accessorius von Zellen des Somits *v* umringt und ganz von dem Zusammenhang mit der Vagusplatte abgeschnitten werden. Und damit die Wandelbarkeit in der Lage des »hinteren Vagusrandes« recht in die Augen fallend erscheine, findet eine solche Faserabtrennung mehrfach nur auf der einen Seite des Embryos statt, während auf der anderen das Somit *v* den Vagusrand nicht erreichte. Und so ergiebt sich, dass die Abgrenzung der Somite auf beiden Seiten des Embryos durchaus nicht gleichmäßig ist, dass man also aus der gegenseitigen Lagerung von Somit und Vagusplatte kein sicheres Kriterium über ihre Verschiebungen gewinnen kann.

Noch mehr aber verändert sich die Gestalt und Lage der Vagusplatte, wie wir im folgenden Abschnitt sehen werden, durch die Aufnahme der Placoden- und Lateralis-Elemente in ihren Gesammtbestand. Es leuchtet von selbst ein, dass die große Fasermasse, welche aus den allmählich entstehenden einzelnen Vagusganglien und aus deren sog. dorsalen (Schleimcanal-) Ästen und dem mächtigen Lateralis in den Verband der Vagusplatte übergeht, ihre Ausdehnung wesentlich vergrößern und damit auch solche Ortsveränderung hervorrufen muss, dass an eine fixe unbewegliche Lage des »caudalen« oder »frontalen« Vagusrandes nicht zu denken ist. Da aber außerdem noch durch die Ausdehnung des gesammten Kiemenkorbes eine sehr beträchtliche Verschiebung auch der Kiemenganglien und Nerven erfolgt, und diese Verschiebung nur caudal erfolgen kann, so »wandern« eben die Vagusbestandtheile caudalwärts — und dabei müssen sie nothgedrungen andere Stellungen zu den neben resp. hinter ihnen liegenden Somiten erreichen, als sie von Anfang an hatten, so lange die Vagusplatte ein kleiner, ziemlich schmaler und eingeengter Theil der Ganglienleiste war. Wer also aus den gegenseitigen Verschiebungen der Somitgrenzen und Vagusplattengrenzen eine »Wanderung« der ersteren nach vorn deducirt, verfällt der optischen Täuschung Desjenigen, der im still stehenden Eisenbahnwagen sitzt, aber an einem vorbeifahrenden Zuge seine eigene Bewegung wahrzunehmen glaubt.

Digitized by Google

Mit dem Wachsthum des Embryos wächst auch die Vagusplatte, zugleich aber verändern die allmählich entstehenden Nervenfasern ihre Richtung: anfänglich vertikal vom Rücken zum Rand gehend, wird sie allmählich schräg und schräger, bis sie schließlich, zumal an den Wurzelsträngen, fast ganz horizontal verläuft. Damit ist natürlich eine fortgesetzte Verschiebung der caudalen Vagusgrenze nach hinten nothwendig verbunden.

Dass neben diesem sehr beträchtlichen Ortswechsel auch eine Concentration der Occipitalsomite und hierdurch ein Zusammenrücken ihrer Elemente stattfindet, kann bereitwilligst zugegeben werden: das verschiedenartige Wachsthum aller Theile des Embryos bedingt natürlich immer gewisse gegenseitige Lagenveränderungen, besonders von Bildungen, welche an diesem progressiven Wachsthum sich entweder nicht betheiligen oder gar durch Abnahme ihrer Elemente der Auflösung verfallen. Keinenfalls aber darf man die relativen Verschiebungen zwischen Vagusplatte und Occipitalsomiten im wachsenden Embryo als einen Beweis des Vorwanderns der gesammten Somite in den Bereich des Kopfes ansehen.

Dass sowohl die dorsalen Bezirke der Myotome als auch die hypobranchiale Urwirbelmuskulatur nach vorn auswachsen, ist sicher; dass dabei auch Bezirke in Anspruch genommen werden, die früher ontogenetisch wie phylogenetisch anderen Bildungen gehörten, ist selbstverständlich — welche Motive aber zu diesen Veränderungen geführt haben, und wie weit eine Ausdrucksweise gerechtfertigt ist, wie sie Braus l. c. pag. 493 anwendet (— »ferner lässt die Ontogenese noch die Wanderungen erkennen, welche die metotischen Somite erlitten haben, um in das Kopfgebiet zu gelangen« —), will ich erst erörtern, wenn in einem umfangreichen weiteren Aufsatz die Morphogenese des Vorderkopfes auf Grund umfassender neuer Untersuchungen besser übersehen werden kann, als es bisher je der Fall gewesen ist, und der ganze Begriff »Kopf« eine klarere, von vergleichend-anatomischen Traditionen möglichst befreite Gestalt gewinnt.

Die Prüfung von Horizontalschnitten bestätigt deutlich, dass man es bei den größeren Occipitalsomiten mit unvollkommener Theilung zu thun hat. Ein Embryo XXXVII 571 von 1,5 mm Länge (Taf. 10 Fig. 1—5) zeigt sieben Somite, die vorderen aber sind nicht klar; vielmehr ist auf der linken Seite das größte Somit in ähnlicher Weise gestaltet, wie bei dem Embryo XXVIII 634 von

Digitized by Google

*Mustelus laevis*. Das Somit besteht nämlich, wie dort, aus zwei Abschnitten, einem größeren hinteren und kleineren vorderen, die aber räumlich nicht von einander getrennt sind, sondern nur durch eine dorsal und ventral eindringende Zwischenwand mit Kernen abgetheilt werden. In der Mitte fehlt diese Zwischenwand, die Urwirbelhöhle ist bisquitförmig und geht aus einer Abtheilung in die andere über, so dass das ganze Somit als ein einziges erscheint. Auch die beiden vor diesem liegenden kleineren Somite hängen mit einander so zusammen, dass man auch von einer unvollkommenen Theilung sprechen muss. Aber da die Partie, welche die Verbindung bildet, ziemlich schmal ist, so erkennt man mit größerer Leichtigkeit, dass es sich hier um zwei nicht völlig getrennte Somite handelt. Das vorderste dieser beiden kleineren geht seinerseits unmerklich in das Vorderkopfmesoderm auf. Auf der rechten Seite besteht zwar dieselbe Verbindung zwischen einem größeren und einem kleineren Somit, aber die Trennung ist etwas weiter gediehen, so dass man gleich übersehen kann, dass es sich factisch um zwei Individuen handelt.

Auch bei diesem Embryo sind die einzelnen Somite räumlich mehr von einander geschieden und gleichen in ihrer Anordnung viel mehr dem Mustelus- als dem Torpedotypus.

Bei einem Embryo XXXVII 574 von 2,2 mm Länge finden sich die beiden größeren Somite wieder, und man kann sie topographisch einigermaßen recognosciren, da vor dem vorderen der Hyoidsack sich zu bilden anfängt. Danach würden also diese beiden Somite nach FÜRBRINGER-BRAUS'scher Terminologie mit den Buchstaben *t* und *u* zu bezeichnen sein — und das passt auch für den Vergleich mit *Mustelus*. Das größere, hintere, *u* zeigt denn auch noch Andeutungen einer Verschmelzung aus einem hinteren und einem kleineren vorderen Somite, und eben so kann man an *t* eine mittlere Einschnürung wahrnehmen, die auf unvollkommene Theilung schließen lässt. *t* und *u* sind größer als die folgenden Somite, und auf dorsaler gelegenen Schnitten geht *t* sogar frontalwärts in die Mesodermmasse des Vorderkopfes ohne wahrnehmbare Grenze über.

Bezüglich der Occipitalnerven bei *Scyllium canicula* kann ich hervorheben, dass die Ganglienreste sich gelegentlich bei ganz jungen Embryonen noch für *w* beobachten lassen, dass aber bei Embryonen von 7 mm auch diese schon verschwunden sind, und bei älteren nur noch *x*, *y*, *z* vorkommen; auch diese verschwinden sehr

Digitized by Google

bald, so dass Embryonen von 12 und mehr Millimetern fast nur noch Reste für *z*, selten für *y* aufweisen.

Dagegen bleiben die ventralen Wurzeln für *v*, *w*, *x* etc. fast regelmäßig bei denselben Embryonen noch erhalten, welche bereits die entsprechenden dorsalen Ganglienreste verloren haben; ich kann somit SEDGWICK's Angaben, welche FÜRBRINGER (l. c. pag. 545 Anmerkung) erwähnt, durchaus bestätigen. Es widerlegt somit auch hier die weiter fortschreitende ontogenetische Forschung die Behauptung FÜRBRINGER's (l. c. pag. 438), dass die vergl. Anatomie durch den Nachweis der ventralen Wurzeln für *v* und *w* bei den Notidaniden weiter reiche, als die Ontogenie. (Vgl. pag. 40 über *Torpedo*!)

## G. *Scyllium catulus*.

Ich beginne wiederum mit Sagittalschnitten.

Der erste Embryo XXXVI 75 misst 1,8 mm. Die Medullarplatten sind nur in geringem Maße aufgerichtet, ein Beginn zum Schluss des Rohres ist noch nirgends gemacht. Das Entoderm endet vorn mit abgestumpftem Ende, ziemlich weitem Lumen, die Chorda ist noch am äußersten Ende von der Entodermwandung so wenig zu trennen, dass man sie auch noch in dem stumpfen blinden Ende des Entodermsackes, also in der Vorderwand desselben, suchen darf. Bei keinem anderen der mir bekannten Selachierembryonen ist das vordere Ende des Entoderms so abgestumpft, und das Lumen von solchem Durchmesser.

Das Mesoderm ist in 11—15 Somite getheilt. Wenn es auffallend erscheinen sollte, dass keine bestimmte Zahl angegeben wird, so will ich gleich von vorn herein es aussprechen, dass *Scyllium catulus* nächst *Torpedo* die meisten Anzeichen einer Gliederung des Vorderkopfmesoderms in Urwirbel erkennen lässt, weshalb man eben nicht sicher zählen kann, wie viel solcher Urwirbel am Vorderkopf einigermaßen deutlich erkennbar sind.

Die Größe der einzelnen Somite hängt dabei natürlich davon ab, welche Reste von Verschmelzung oder unvollkommener Theilung erhalten geblieben sind, und ist desshalb nicht nur individuell verschieden, sondern auch ungleich auf den beiden Hälften desselben Embryos. Die späteren Occipitalsomite sind auch schon in den frühesten Stadien bedeutend größer, als die hinteren Rumpfsomite, offenbaren aber in ihren Seitentheilen so vielfache Unregelmäßigkeiten, dass man nicht leicht an ihre ursprüngliche Einheit glauben

Digitized by Google

wird, wenn man ein längeres vergleichendes Studium dieser Region bei den verschiedenen Selachiern vorgenommen hat. Dem naiven Auge offenbaren sie freilich keine Spuren von Theilung und würden desshalb gewiss als primitive, einfache Urwirbel angesprochen werden. Bei späteren Stadien dieser selben Urwirbel wird aber auch das naive Auge stutzig werden. Weniger Zweifel über Verschmelzung oder unvollkommene Theilung werden bei den otischen und prootischen Partien des Mesoderms bestehen, denn die Spuren deutlicher Urwirbelbildung gehen nach vorn bis nahezu in die Region der späteren Mandibularhöhle. Zwar ist mitunter der Spalt zwischen dorsaler und ventraler Lamelle des Mesoderms beträchtlich lang, aber dennoch zeigen die Wandungen deutliche Urwirbelstructur auch bei in einander laufender Höhlung; und bei späteren Stadien sieht man mehrfach deutliche Scheidungen, wo das frühere Stadium sie nicht zeigt. Wie viel Somite in diesem Vorderkopfmesoderm aufgegangen sind, bleibt natürlich wie überall zweifelhaft — da sich aber mehrfach kleinere Urwirbel deutlich unterscheiden lassen, so werden es sicher nicht wenige sein — es herrscht eben beträchtliche Variation, aber es kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, dass die Annahme einer gleichmäßigen Urwirbelbildung am Vorderkopf und in der Ohrregion auch durch *Scyllium catulus* eine Bestätigung erfährt.

Ein zweiter, kaum größerer Embryo (XXXVI 33) zeigt als interessante Variante beträchtliche Ungleichheit in der Größe der metotischen Somite, also derjenigen, welche man mit $u$—$y$ bezeichnen würde, so dass der Verdacht, welcher sich bei Betrachtung des vorigen Embryos schon regte, hier wesentliche Bestätigung gewinnt, dass es nämlich dabei Verschmelzungen gäbe, welche sich nachher bei der Bildung einheitlicher Myotome nicht mehr nachweisen lassen würden. Auch das Vorderkopfmesoderm lässt die ursprüngliche Urwirbeldisposition erkennen, aber in unregelmäßiger Durchführung und fast ohne eine Spur von Spaltbildung: nur zwei Somite, welche etwa unter der späteren und hier noch nicht angelegten Ohrblase gelegen sind, zeigen deutliche aber sehr kleine Urwirbelhöhlen.

Auf einzelnen Schnitten ist die Urwirbelstructur des Vorderkopfs und der Occipitalgegend so deutlich, dass, würde mir ein solcher Schnitt ex improviso vorgelegt, ich ihn für einen weniger gut gelungenen Schnitt durch einen Embryo von *Torpedo marmorata* erklären würde.

Digitized by Google

Ein 3 mm langer Embryo XXXVI 32 ist leider so gekrümmt, dass es unmöglich war, ihn in irgend einer constanten Richtung in Schnitte zu zerlegen. Dennoch liefert er ein interessantes Factum in dem Bestehen eines ziemlich großen Occipitalsomits, dem ein ganz schmales so angefügt ist, dass an dem Myotom von dieser Verbindung wiederum kein deutliches Bild gewonnen wird, dagegen die Cutislamelle sicherlich bei weiterer Entwicklung von zwei getrennten Stellen aus gegen das Ectoderm proliferiren würde.

Ein weiterer Embryo XXXVI 71 von 3 mm Länge zeigt ähnliche Verschmelzungen, und auch wiederum an den Somiten *u*—*x*. Die medialen Lamellen haben bei diesen Somiten eine einheitliche Gestalt; nicht so die lateralen, vielmehr zeigt sich *t* aus drei Somiten componirt, deren vordere beiden Abtheilungen wiederum enger mit einander verbunden sind, während die hintere fast als selbständig isolirtes Somit betrachtet werden kann; *u* ist lateral aus zwei kleineren, ziemlich gleich großen Abschnitten gebildet; zwischen *w* und *x* findet sich ein kleines, nur halb zur Geltung kommendes Somit, und *x* selbst ist aus einer vorderen größeren und hinteren kleineren Abtheilung aufgebaut. So ist es auf der einen Seite; auf der anderen zeigen sich zwar auch Spuren solcher zwischengeschalteten Bildungen, zumal näher an den ventralen Theilen, aber im Ganzen sind die Occipitalsomite gleichmäßiger gebaut. Das Vorderkopfmesoderm macht aber auch bei diesem Embryo viel mehr den Eindruck regelmäßiger, wenn auch in der Bildung unterbrochener und unvollkommener Somitbildung als bei irgend einem anderen Embryo außer *Torpedo*, wie es denn z. B. über der breiten Kuppe des Spritzlochsackes ziemlich deutlich 3—4 Somite erkennen lässt. Doch das gehört in eine spätere Arbeit, eben so wie die Darstellung der Anlage der mandibularen Kopfhöhle dieses Embryos.

Je älter die Embryonen werden, um so mehr schwinden natürlich die Anzeichen ursprünglicher Composition oder unvollkommener Theilung an den Occipitalsomiten, deren bedeutendere Größe gegenüber den Rumpfurwirbeln allein noch Zeugnis davon ablegt, dass sie einstens nicht so klar als einheitliche Bildungen geprägt wurden. So ist z. B. bei dem Embryo XXXVI 78 von 4 mm Länge nur noch an den unregelmäßigen Bildungen der lateralen Abschnitte und bei dem Ansatz der Seitenplatten eine Spur von dem Zustandekommen dieser größeren Urwirbel zu sehen, und auch am Vorderkopf macht sich durch den Einfluss der Kiemensäcke, welche raumgestaltend wirken, eine Disposition des Mesoderms geltend, welche eben zu

Digitized by Google

den bisher geltenden VAN WIJHE'schen Auffassungen geführt hat, von den zu Grunde liegenden Zuständen aber immer weniger beibehält. Nur von Somit *t* kann man noch allerhand Compositionsreste erkennen, aber aus diesem Stadium allein würde man nicht entnehmen können, dass es drei primitiven Urwirbeln entspricht. Die Vorniere ist angelegt, man kann also auch von diesem topographisch bestimmten Punkt aus abzählen, dass es sich mit den Occipitalsomiten so verhält, wie die Autoren es verkündet und darauf die heute noch geltenden Lehren gebaut haben.

Aber schon ein zweiter Embryo von 4 mm Länge (XXXVI 34, Taf. 10 Fig. 8—16) stört diese Harmonie, denn er liefert Bilder von der Construction der Somite *x* und *v*, die auf das deutlichste ihren hybriden Ursprung erweisen. Und wiederum sind es die lateralen Abschnitte, welche die Composition erweisen, während die medialen, also die eigentlichen Myotomlamellen, nichts oder nur verschwindend wenig davon merken lassen; wenn also die lateralen Theile zur Cutisbildung aus einander fahren, so hört auch die Möglichkeit des Compositionsnachweises auf, und die älteren Stadien in ihrer reinen Myotombildung verrathen nichts davon. Auf der anderen Seite (Taf. 11 Fig. 1—7) desselben Embryos lassen die Somite *v* und *z* auf Zusammensetzung aus je zwei Primitivsomiten schließen, und wenn *w* und *x* nichts Ähnliches zeigen, so scheint eben die Verschmelzung eine durchgeführtere zu sein, die keine Spuren hinterlassen hat, denn in ihren Größenverhältnissen gleichen sie durchaus *v* und *y*.

Eine andere Variante bietet Embryo XXXVI 81 von 7 mm Länge, bei welchem das Somit *u* seine Composition an den lateralen Abschnitten deutlich macht. Sein Myotom ist einheitlich vorhanden, das ganze Somit aber schon in der Rückbildung begriffen, und von dem vor ihm liegenden Somit *t* sind überhaupt nur noch einige wenige Zellen zu erkennen. Auf der anderen Seite zeigen sich aber wieder große Anomalien, da das Somit *w* in zwei so deutliche, isolirte Somite getrennt ist (Taf. 10 Fig. 7), dass sogar das Ectoderm von dieser Theilung beeinflusst wird und eine Vertiefung zwischen beiden Theilen aufweist, während doch das zugehörige Myotom einheitlich beide Hälften verbindet; *v* zeigt die Verschmelzung viel weniger deutlich, *u* aber hat sich mit dem caudalen Theil von *t* verbunden, das vielleicht durch diese Verbindung noch einen Antheil von Muskelfaserbildung aufweist.

Ich wende mich nun zu Horizontalschnitten.

Digitized by Google

Gleich der erste Embryo XXXVI 76 von 1,5 mm Länge bestätigt die Resultate, die wir an Sagittalschnitten gewonnen hatten. Wir wissen aus allen früheren Erfahrungen, dass die in der Mitte eines so jungen Embryos gelegenen Somite den späteren Occipitalsomiten *u*, *v*, *w*, *x* entsprechen (weiter als bis *y* resp. 1 und 2 geht die Isolirung der Somite bei diesem Embryo überhaupt noch nicht), und dass jene drei Somite auch auf Horizontalschnitten als die längsten erscheinen. Welches von den vorliegenden nun *u*, welches *v*, welches *w* etc. zu nennen ist, lasse ich dahingestellt, aber keins dieser drei größeren Somite erscheint ohne Verbindung mit einem kleineren, ihm so oder so angefügten Abschnitt des Mesoderms, so dass keins derselben eine reine, klare Hinter- oder Vorderwandung besitzt: bei jedem trifft man auf ein Bruchstück eines kleineren, seinem Vorgänger oder Nachfolger halb verbundenen Somitrestes. Natürlich ändert sich das Bild, das diese intercalirten Stücke auf den auf einander folgenden Schnitten gewähren, aber nur um die Schwierigkeiten der Frage: was gehört zu dem Einen, was zu dem Anderen? zu vergrößern und den Eindruck zu verstärken, dass keine »reinliche« Abgrenzung der Occipitalsomite von Hause aus erfolgt. Und wie wir es auf den Sagittalschnitten erfuhren, so bestätigen auch die Horizontalschnitte, dass beträchtliche Ungleichheit auf beiden Seiten des Embryos an der Tagesordnung ist. Sieht man die Combinationen auf beiden Seiten des vorliegenden Embryos und stellt sich eine ungestörte Weiterentwicklung vor, so würde man auf beiden Seiten sehr ungleiche Somite *u*, *v* und *w* erhalten, kann aber zugleich erkennen, dass die auch hier auf der medialen Seite vorhandene Ungleichheit doch viel leichter ausgeglichen werden könnte, als die auf der lateralen Seite, auf der die ursprüngliche Gliederung viel weiter durchgeführt wurde. Es verdient noch hervorgehoben zu werden, dass die Mesodermbildungen des Vorderkopfes auch auf Horizontalschnitten lebhafter an die bei *Torpedo* vorhandene Disposition erinnern, als bei anderen Squaliden: die prootischen Somite haben deutlichere Spuren bei *Scyllium catulus* hinterlassen, als z. B. bei *Scyllium canicula* oder gar, wie wir bald sehen werden, bei *Pristiurus*.

Der nächst kleinste Embryo XXXVI 72 von 2 mm Länge bestätigt die vorstehenden Resultate in bestimmtester Weise. Die Medullarplatten haben sich bereits so weit emporgerichtet, dass nur wenig an der Rohrbildung fehlt. Die großen Occipitalsomite sind wiederum alle durch kleinere Mesodermabschnitte verbunden, die



Digitized by Google

Ungleichheit auf beiden Seiten ist so groß, dass sogar rechts drei Urwirbel denselben Raum einnehmen, den links nur zwei occupiren, ja man kann fast sagen, die Asymmetrie dieses Embryos sei eine allgemeine. Sie im Detail zu beschreiben, wäre sehr mühselig, und wollte man durch Abbildungen aufklären, so müsste Schnitt für Schnitt dargestellt werden. Auch im Vorderkopf dauert die Asymmetrie fort, aber man erkennt deutlich Überreste richtiger Urwirbel bis in die Gegend der späteren Mandibularhöhle.

Embryo 74, gleichfalls 2 mm lang, mit eben im Schließen begriffenem Medullarrohr, ist zwar vielfach beschädigt, lässt aber doch durchgehends die Bestätigung der bereits beschriebenen Verhältnisse erkennen, so dass man dieselben als typisch für *Scyllium catulus* annehmen darf.

Ein 4 mm langer Embryo XXXVI 77 lässt die ursprüngliche Unregelmäßigkeit der Bildung bei den Occipitalsomiten in den Hintergrund treten. Die großen Urwirbel haben ihre Myotome gebildet, und oberflächlichem Hinsehen würden kaum die letzten Spuren anders gearteter Vorstadien auffallen, so gleichmäßig liegen die Urwirbel zwischen Ohrverdickung und Vorniere da. Wer keine früheren Stadien gesehen, würde sie schwerlich in der Form vermuthen, die wir oben kennen gelernt haben. Aber dass sie nur im individuellen Falle verschwanden, lehrt der folgende Embryo, der freilich bedeutend größer als die bisher beschriebenen ist.

Embryo 24 misst bereits 10 mm Länge, hat vier offene und eine noch geschlossene Kiemenspalte. Die Disposition der Occipitalsomite ist also eine wesentlich bestimmtere und lässt Vergleiche mit den auf ähnlicher Entwicklungshöhe stehenden *Mustelus*- und *Torpedo*-Embryonen auch bezüglich der Innervationsverhältnisse zu. Dabei ergiebt sich das Folgende.

Die Vagusplatte schneidet mit ihrem hinteren Rand nicht irgend einen Theil des Somits *u* ab, wie sie das bei *Mustelus* und *Torpedo* in den meisten — aber nicht allen! — Fällen thut. Ob in jüngeren Stadien des vorliegenden Embryos eine solche Kreuzung des Somits *u* durch die »Commissur« der Vagusplatte bestanden habe, ist nicht mehr zu erweisen. Auf beiden Seiten des Embryos erfolgt aber eine Absonderung des hintersten Stückes der Vagusplatte von dem bei Weitem größeren vorderen: ja, es scheint sich nur um einen »Strang« von Fasern (Accessorius?) zu handeln, welcher vom Rest der Platte abgetheilt wird. Diese Absonderung erfolgt erst auf der Höhe, wo Somit *u* auf Horizontalschnitten in die Erscheinung tritt. Es ergiebt

Digitized by Google

sich also ein Verhältnis, wie wir es bei *Torpedo ocellata* und *marmorata* fast als Regel kennen gelernt haben. Auch darin gleichen sich die Verhältnisse, dass dieser Strang auf der einen Seite zwischen Ectoderm und Somit *v* gelagert erscheint, während er auf der anderen von *u* begrenzt wird. Hieraus folgt von selbst, dass entweder die Vagusplatten beider Seiten ungleich sind, oder die Somite *u* und *v* eine verschiedene Lagerung haben. Charakteristisch aber bleibt, dass auf beiden Seiten die Vagusplatte durch einen Zwischenraum gespalten ist, und dass die Zellen der Cutislamellen an dieser Stelle den Zusammenhang der Platte durchbrechen.

Somit *u* liegt also auf der rechten Seite neben dem hinteren Theile der Vagusplatte und nimmt den vierten Theil der Gesammtentfernung zwischen dem Hinterstrang des Vagus und dem Glossopharyngeus ein. Es ist eben so groß, wie die sämmtlichen darauf folgenden Occipitalsomite *v*—*z*; in seinen beiden Lamellen ist es aber nur auf den dorsal gelegenen Schnitten von *v* deutlich geschieden; mehr ventralwärts, schon auf der Höhe der Muskelfasern ist eine Trennung nicht mehr zu erkennen, nur die zwiefache Ansammlung von Muskelkernen weist die ursprüngliche Zweiheit auch da nach. Vor ihm liegt eine lange, bis zum Glossopharyngeus und darüber hinaus reichende Mesodermmasse, deren beide Lamellen durch einen vom einen Ende zum anderen gehenden Spalt getrennt sind. Ihr hinterer Theil erscheint auf dorsaler liegenden Schnitten isolirt und durchaus ähnlich den Somiten *u*—*z*; wir werden schwerlich fehl gehen, in ihm das eigentliche Somit *t* zu erkennen. Gehen wir aber mit den Schnitten weiter ventralwärts, so schließt sich dieser hinteren Partie die ganze vordere unmittelbar an, ja, wir erkennen auf einem weiteren Schnitt sogar eine Gliederung auch dieser vorderen Partie in drei kleinere, ziemlich gleich große Abschnitte. Der vorderste umfasst mit concaver Krümmung den Glossopharyngeus und erinnert lebhaft an die ähnliche Umfassung des hinteren Stranges der Vagusplatte durch die Cutislamelle des Somits *v* bei *Torpedo*-Embryonen. Und wenn wir zwischen diesem vordersten, den Glossopharyngeus umfassenden Abschnitt und dem hintersten, den wir als eigentliches Somit *t* auffassen dürfen, noch zwei ähnliche, gleich große, durch einen medianen Zwischenraum in zwei deutliche Lamellen gespaltene Abschnitte finden, welchen zur Urwirbelgestalt nur die Muskelfasern fehlen, so erscheint es nicht fehl gegriffen, wenn wir in dieser ganzen Bildung vier vor *u* gelegene Somitreste erblicken, also die Somite *t*, *s*, *r*, *q*.



Digitized by Google

Ich habe so lange nur die rechts gelegenen Partien ins Auge gefasst und geschildert; jetzt will ich die linke Seite darstellen, und das ist rasch geschehen. Der wesentlichste Unterschied besteht in der bereits erwähnten, weiter caudalwärts sich findenden Lage des isolirten hinteren Stranges der Vagusplatte, alle übrigen Verhältnisse sind dieselben und zum Theil sogar noch ausgeprägter, wie z. B. die Gestalt des den Glossopharyngeus umgreifenden Abschnittes des Mesoderms, den wir also *q* nennen müssen. Bei *t* sieht man einige schwache Andeutungen von Muskelfasern, *s* und *r* haben davon nichts mehr.

Die vorstehend geschilderten Verhältnisse bestätigen in sehr auffallender Weise, was ich schon von den jüngeren Stadien von *Scyllium catulus* hervorhob: dass sie sich am nächsten von allen mir bekannten Squaliden an die Gliederung des Occipitalmesoderms von *Torpedo* anschließen. Und da sich auch aus der nur beiläufig erwähnten Disposition des Vorderkopfmesoderms ähnliche Beziehungen ergaben, so fallen diese Angaben schwer ins Gewicht bei der Erörterung der von Anderen aufgeworfenen Frage, ob es zwei verschiedene Typen von Mesodermgliederung bei den Selachiern gäbe, den der Squaliden und den der Batoiden (*Torpedo*). Es giebt sicherlich nicht zwei verschiedene Typen, sondern nur unvollkommene Ausbildungen eines einzigen Typus; weiter gespannter Untersuchung gelingt es unschwer, diese anscheinende Verschiedenheit als ein Trugbild zu entlarven und alle darauf basirten Schlussfolgerungen als unbegründete zurückzuweisen. Das wird weiter unten ausführlich geschehen.

Hier möchte ich noch ein paar Angaben über die Innervation der Occipitalsomite bei *Scyllium catulus* anfügen.

Auf der rechten Seite des Embryos 24 findet sich zwischen den Somiten *v* und *w* der Rest eines Spinalganglions — oder wenn man lieber will, der Rest eines ventralen Auswuchses der Ganglienleiste — dagegen keine Spur für *u* oder *t*, eben so wenig für *x*, aber ein sehr deutliches Ganglion für *y* und natürlich *z*. Der Auswuchs zwischen *v* und *w*, mit größerer Zugehörigkeit zu *w*, reicht durch sieben Schnitte hindurch, während der beträchtlich umfangreichere für *y* noch zwei Schnitte weiter zu sehen ist.

Auf der linken Seite erscheinen Auswüchse für *v*, *w*, *x*, *y* und *z*; sie reichen ziemlich gleichmäßig durch drei bis vier Schnitte, dann beginnen sie ungleichmäßig zu werden, und *v* hört zuerst auf, während *w*, *x*, *y* noch länger bestehen; aber am zehnten Schnitt

Digitized by Google

unterhalb der Ganglienleiste ist von ihnen allen keine Spur mehr übrig, nur *z* bleibt erhalten.

Bezüglich der ventralen Nerven findet man, dass rechts *w*, *x*, *y*, *z* etc. damit regelrecht versehen sind, für *v* habe ich keine Wurzel aufgefunden, muss aber erwähnen, dass eine schmale zweite Wurzel auf der Grenze zwischen *v* und *w* caudalwärts sich richtet und nicht weit von der echten *w*-Wurzel in dasselbe Myotom eintritt. Links findet man auch eine Wurzel für *v* und alle Wurzeln für *w*—*z*, dagegen keine für *u* und *t*.

Dass diesen Vorkommnissen keine tiefere Bedeutung zukommt, lehren andere Embryonen, bei denen Ganglienreste für *w* bis *z* auf beiden Seiten in noch viel späteren Stadien angetroffen werden, eben so wie ziemlich kräftige ventrale Nerven für *v* auf beiden Seiten bestehen.

## H. *Pristiurus melanostomus.*

Es ist nicht zufällig, dass *Pristiurus* von mir als letzter der untersuchten Selachier beschrieben wird. Keiner der übrigen, von mir behandelten ist so variabel und zugleich so widerspruchsvoll, wie *Pristiurus*. Man möchte es fast als eine Art Verhängnis betrachten, dass *Pristiurus* in Neapel der häufigste Selachier ist, so dass von den Zeiten der BALFOUR'schen Untersuchungen an die meisten grundlegenden Arbeiten an *Pristiurus* gemacht wurden. Die Bildung des Vorderkopfmesoderms von *Pristiurus* macht es fast unmöglich, eine richtige Auffassung der ursprünglichen, den ontogenetisch beobachtbaren Erscheinungen zu Grunde liegenden Verhältnissen zu erschließen; wäre nicht *Torpedo* vorhanden, und die vielen Variationen bei *Scyllium* und *Mustelus* ans Licht getreten, so würde es schwerlich gelingen, in überzeugender Weise auch den Thatbestand bei *Pristiurus* auf die richtigen Grundlagen zurückzuführen. Ich beginne wiederum mit Sagittalschnitten.

Als ersten Embryo will ich XV 715 beschreiben, dessen Länge 1.5 mm beträgt. Betrachtet man diesen Embryo mit den Erwartungen und Vorurtheilen, die man an den übrigen Selachiern gewonnen hat, so glaubt man, eine Monstrosität vor sich zu haben, so wenig gleicht er jenen. Die Medullarplatten sind noch völlig offen, die Chorda durchzieht von vorn nach hinten den Körper. Über ihr, auf der hinteren Hälfte, erkennt man einige Abtheilungen, welche als Somite anzusehen sind, aber sowohl in ihrer äußeren

Digitized by Google

Gestalt, als auch in der Gruppirung ihrer Zellen machen sie einen ganz ungeordneten Eindruck. Wenn man sich vorstellt, dass auf eine bewegliche Tischplatte kleine Plättchen in viereckiger Form so gelegt würden, dass je 20 die vier Wandungen eines quergeschnittenen Urwirbels darstellten, und dass etwa 20—25 solcher Quadrate neben einander lägen, dann aber ein leichter Stoß gegen die Tischplatte erfolgte, so würden diese Plättchen alle aus ihrer regelmäßigen Lage gerathen, und von geordneten Quadraten würde nicht nur nichts übrig bleiben, sondern man würde wohl nur auf den Einfall gerathen, dass die Plättchen mal in einer regelmäßigen Ordnung gelegen hätten, weil hier und da die Verschiebung die Quadrate nicht ganz vernichtet hatte: ähnlich erscheint die Disposition der Mesodermzellen und ihre Zusammenfügung bei jüngsten *Pristiurus*-Embryonen. Die vorhandenen Somite der hinteren Körperhälfte haben keine einzige gerade Seite, ihre Winkel sind abgerundet, ausgezogen, abgestumpft; die Zellen, aus denen sie bestehen, sind so unregelmäßig gelagert, dass man kaum im Stande ist, zu sagen, welche dorsal oder ventral, welche caudal oder frontal liegen, nur an einigen erkennt man die normale, radienartige Disposition der Zellen um einen gemeinsamen, als Mittelpunkt fungirenden Hohlraum, die Urwirbelhöhle. Ein gerader Contour gegen die Chorda fehlt, eben so gegen die Medullarplatten, und nach den Seiten herrscht ein völliges Chaos in der Disposition der Mesodermzellen.

Ganz besonders ist dieser Mangel irgend welcher symmetrischen Anordnung an der vorderen Körperhälfte wahrzunehmen — und wenn es bisher Regel war, dass die am klarsten geschiedenen und am frühesten definirten Urwirbel sich auf der Mitte des Embryonalkörpers fanden — die nachherigen Occipitalsomite — so weicht der vorliegende Embryo auch von dieser Regel ab, denn in der Mitte des Körpers findet sich eine fast ungeformte Masse, in der irgend eine bestimmte Lagerung ihrer Zellen nicht ersichtlich wird; und je weiter man nach vorn geht, um so weniger wird man von geordneter Lagerung etwas wahrnehmen. Es herrscht Chaos.

Einen wesentlich anderen Eindruck macht der nächste Embryo XXXIV 897, der kaum länger als der vorige ist, aber bereits den Anfang der Rohrbildung am hinteren Ende der Medullarplatten erkennen lässt. Ich würde, wären die Somite weniger nahe an einander gelagert und besonders in der Occipitalgegend mehr in der Größe unterschieden, diesen Embryo für einen *Mustelus*-Embryo

Digitized by Google

halten. Man zählt 11—12 deutliche, ziemlich regelmäßig gelagerte und mit typischer Zellanordnung versehene Somite, deren vorderste, in der Occipitalgegend befindliche etwas größer, als die hinteren sind. Andeutungen von unvollkommener Theilung oder von Verschmelzung sind nicht wahrzunehmen, nach dem Vorderkopf zu hört die Abgliederung der Urwirbel aber auf, und die ganze vordere Mesodermpartie erscheint einheitlich; ein Längsspalt macht sich kaum in der Gegend der späteren Mandibularhöhle bemerkbar. Wer freilich leise Andeutungen aufzufassen versteht, der wird gerade in der Gegend der Mandibularhöhle die Bildung ganz leicht gerundeter Bögen erkennen, welche auf der dorsalen und ventralen Wandung diesen Längsspalt in drei kaum wahrnehmbar abgetheilte Hohlräume theilen. Die dorsale Grenzlinie des Mesoderms ist vorn eine ungebrochene, auf der hinteren Hälfte ist sie durch die Einbuchtungen unterbrochen, welche zwischen den einzelnen Somiten bestehen. Freilich darf man nicht vergessen, dass die Zwischenräume, welche zwischen Mesoderm, Ectoderm und Entoderm wahrnehmbar werden, nur durch die Conservirung hervorgerufen werden, wie denn auch an den schrägen, halb seitlichen, halb dorsalen Contouren des Entoderms deutlich die concaven Eindrücke der Somite sichtbar sind.

Ein Embryo von 1,8 mm Länge (XXXIV 771) zeigt das Medullarrohr fast geschlossen, nur am Vorderkopf stehen die Kopfplatten noch aus einander. Die Somite sind ausnahmsweise ziemlich gleichmäßig, die der Occipitalgegend um Weniges größer, als die am Rumpf. Interessant aber ist, dass die ganze Vorderkopfpartie des Mesoderms eine Disposition ihrer dorso-medialen Theile aufweist, welche durchaus den Eindruck einer Cryptometamerisation macht — freilich nur für das Auge dessen, der durch vergleichende Betrachtung dieser Verhältnisse sie verstehen gelernt hat. Waren schon die Anläufe zur Somitbildung des Vorderkopfes bei *Scyllium catulus* nur verständlich auf Grund der Kenntnis der Verhältnisse bei *Torpedo*, so sind die noch um Vieles geringfügigeren Andeutungen bei *Pristiurus* nur in ähnlicher Weise aufzufassen, wenn man sich die Bildungen bei *Scyllium* noch weiter gehemmt und reducirt denkt. Zwingen wird man Niemand können, die Disposition des Vorderkopfmesoderms als den Rest einer bestimmten Somitbildung anzuerkennen, aber die Übersicht über ein breites Material thatsächlicher Befunde wird unbefangene Beobachter auch hier überzeugen.

An dem 2 mm langen Embryo XXXIV 906 ist das Medullar-

Digitized by Google

rohr bereits geschlossen, der Spritzlochsack eben im Begriff, sich vom Entoderm auszustülpen. Einige 20 kleine, sehr unregelmäßig gestaltete Somite, deren Grenzen gegen einander sehr unbestimmt sind, erstrecken sich bis in die Gegend der späteren, aber noch nicht angelegten Ohrblase. Sogenannte große Occipitalsomite sind nicht angelegt, die sechs oder sieben vordersten Somite sind auf der einen Seite ungleich groß, Spuren der Verschmelzung sind nicht nachweisbar. Das Mesoderm des Vorderkopfes ist gleichfalls sehr unregelmäßig geformt, irgend welche bestimmte Gestaltung ist nicht zu erkennen. Ein durchgehender Längsspalt ist nicht vorhanden, aber die Wandungen der späteren Mandibularhöhle sind durch ein nicht unbeträchtliches Lumen an verschiedenen Stellen getrennt. Auf der anderen Seite sind Andeutungen von längeren vorderen Occipitalsomiten gegeben, auch finden sich an ihnen deutliche Urwirbelhöhlen, die auf der gegenüberliegenden Seite fehlen.

Der um Weniges fortgeschrittene Embryo XXXIV 904 zeigt recht klare und normale Verhältnisse. Der Hyoidsack ist im Beginn seiner Anlage, und von seiner Kuppe gehen caudalwärts sechs ziemlich gleich große Occipitalsomite mit regulärer Urwirbelhöhle und gleichmäßig geordneten Wandungszellen ab; auf diese sechs folgen einige 20 einfache Rumpfurwirbel. Vor dem ersten der sechs Occipitalurwirbel liegt eine unregelmäßig gestaltete Mesodermmasse, an der auch der beste Wille kaum etwas wie Somitbildung wahrnehmen könnte. Nach vorn spaltet sich das Mesoderm bis in die Region der Mandibularhöhle hinein, aber von einer vorhanden gewesenen Eintheilung in regelmäßige Abschnitte ist nichts zu erkennen. Auf der anderen Seite sieht man zum ersten Male die Andeutungen der großen Occipitalsomite, welche als typisch bisher in allen Darstellungen von *Pristiurus* angenommen wurden. Sie liegen um den eben im Entstehen begriffenen Hyoidsack herum, und nur durch die Disposition der Zellkerne tritt die Dreitheilung hervor, nicht durch Zwischenräume oder Einkerbungen der dorsalen Begrenzungslinie. Nach vorn sind auch auf dieser Seite keine bestimmten Gliederungen deutlich, nur die Mandibularhöhle zeigt eine Spaltung in zwei ziemlich gleiche Abschnitte.

Embryo XV 695 von 2,1 mm Länge giebt ein wesentlich bestimmteres Bild. Die Ohrblase ist als eine halbkuglige Vertiefung differenzirt, außer dem Hyoidsack ist auch schon in leiser Andeutung der dritte Kiemensack in Anlage begriffen. Die vor-

Digitized by Google

handenen Somite haben nicht nur alle deutliche Urwirbelhöhlen und klare bestimmte Begrenzung, sondern die Zellen der medialen Lamellen fangen an, sich zu strecken und Muskelfasern zu bilden. Die Occipitalsomite entsprechen im Allgemeinen der herkömmlichen Formel: sie werden von hinten nach vorn fortschreitend größer; wenn auch nicht jeder folgende größer als sein Vorgänger ist, so sind doch alle größer als die Rumpfsomite. Besonders groß aber ist das Somit, welches etwa auf der Höhe des angelegten dritten Kiemensackes sich findet, und dem der Buchstabe *u* zukommen dürfte, wenn auch noch keine Vagusfasern die Bestimmung erleichtern. Es ist wohl um $^1/_4$ größer, als seine caudalwärts gelegenen Nachfolger, und seine Urwirbelhöhle ist bedeutend breiter, als die der anderen. Vor ihm liegt ein anderes Somit, dessen Vorderrand an den Rand des Hyoidsackes anstößt; es ist etwas kleiner als *u*, aber nicht kleiner als *v* und *w*, und nach vorn schließt es sich an eine niedrigere, undeutlich, wenn überhaupt, gegliederte Partie an, welche über dem Hyoidsack liegt, von der Urwirbelnatur aber noch die bestimmt gelagerten dorsalen und ventralen Zellen und Zellkerne beibehalten hat. Vor dieser Partie liegt ein Abschnitt des Mesoderms, der, von den Autoren bisher als die dritte Kopfhöhle beschrieben, noch eine Zusammensetzung aus zwei bis drei urwirbelartigen Bezirken verräth und seinerseits an die bereits mit großer Höhle versehene Mandibularhöhle grenzt, auf der Grenze aber nochmals eine Erweiterung erfährt, die schwerlich etwas Anderes, als den letzten Rest eines Urwirbels darstellt. Die Mandibularhöhle ihrerseits zeigt an ihrer dorsalen Wandung eine unbestimmte Viertheilung; und jeder dieser vier Abschnitte ist breit genug, um ein Rumpfsomit aus ihm zu machen. Auf der anderen Seite ist die Theilung der Mandibularhöhle noch um Vieles ausgeprägter, eben so erscheint der Mesodermabschnitt über dem Spritzlochsack noch deutlicher segmentirt, während die über dem Hyoidsack lagernde Zellmasse mit dem hinter ihm folgenden großen Somit *t* als ein zusammenhängendes Gebilde erscheint, dessen dorsaler Rand keine Einkerbungen aufweist und in seiner ungetheilten Länge fast dem der Mandibularhöhle gleich kommt. Somit *u* ist eben so groß, wie sein Kamerad auf der anderen Seite; der Rest der Somite bietet nichts Erwähnenswerthes.

Ganz ähnlich, nur in manchen Zügen noch ausgeprägter, stellen sich die Verhältnisse des Embryos XV 714 dar. Seine Länge beträgt 2.4 mm, seine Ausbildungshöhe ist dieselbe wie bei dem vorher-

Digitized by Google

gehenden, eher noch etwas vorgeschrittener, da der dritte Kiemensack schon klarer definirt ist. Als Hauptunterschied möchte ich hervorheben, dass Somit *t* bedeutend größer als Somit *u* ist, was bei dem vorigen Embryo umgekehrt war. Beide umfassen dorsal und von vorn und hinten den in der Entfaltung begriffenen dritten Kiemensack. Dagegen ist wiederum die Mesodermmasse über dem Hyoidsack weniger eng mit Somit *t* verbunden; eine deutliche Trennungsfurche besteht zwischen beiden, die freilich nur lateral vorhanden ist, während medial und dorsal vom Ende des Somits *t* angefangen eine ununterbrochene, nur durch einige unregelmäßige Hebungen und Senkungen gekennzeichnete Linie bis zur Kuppe des Spritzlochsackes führt, wo zuerst auch eine Längsspalte in dieser langen Mesodermmasse auftritt. Von der Kuppe des Spritzlochsackes frontalwärts geht dieser Längsspalt in die Mandibularhöhle über, deren dorsale Wandung wiederum eine prägnante Viertheilung erfährt; der Ausdruck dieser Theilung ist aber nicht durch Continuitätstrennungen, sondern nur durch bogenförmige Abschnitte gegeben, von denen jeder etwa die Länge eines normalen Rumpfsomites erreicht.

Auf der anderen Seite ist als wesentlichster Unterschied die Gliederung der vor dem Somit *t* gelegenen Mesodermmasse in zwei ziemlich gleich große Abschnitte und die verhältnismäßig geringe Ausdehnung des Somits *u* hervorzuheben.

Der Embryo XV 651 von 2,6 mm Länge ist einer der wenigen *Pristiurus*-Embryonen, welche noch eine deutliche Spur unvollkommener Theilung eines der großen Occipitalsomite erkennen lassen, und da auch sonst die Mesodermverhältnisse dieses Embryos mancherlei Abweichungen aufweisen, so will ich sie beschreiben.

Der Embryo ist noch nicht ganz so weit entwickelt, wie seine beiden Vorgänger; aber durch die Lagerungsbeziehungen zum Hyoidsack ist es doch möglich, die deutlich contourirten Occipitalsomite mit den ihnen nach FÜRBRINGER-BRAUS'scher Terminologie zukommenden Buchstaben zu bezeichnen. Es finden sich drei sehr große Somite hinter dem Hyoidsack (Taf. 12 Fig. 2): man wird nicht irren, wenn man sie *t*, *u* und *v* benennt. Vor *t* liegt ein wesentlich niedrigerer Mesodermabschnitt, der keine Theilungen erkennen lässt und bis an die Mandibularhöhle vordringt, dort aber eine urwirbelartige Abtheilung bildet, ehe er in eine zweite ähnliche übergeht, welche ihrerseits in die Mandibularhöhle führt, deren dorsale Wandung ganz glatt verläuft. An den drei großen Somiten ist keine Verschmelzung

Digitized by Google

zu erkennen. Anders auf der anderen Seite. Die urwirbelartigen Reste an der Mandibularhöhle sind um Vieles prägnanter, auch die Partie über dem Spritzlochsack zeigt sich aus ziemlich deutlichen Resten dreier Urwirbel aufgebaut, und über dem Hyoidsack liegt eine dicht zusammengedrängte Masse, welche mit *t* eng verbunden erscheint. Dann folgt ein großes Somit *u* und ein noch größeres *v*, an welchem man eine noch gut erhaltene Spur von Verschmelzung aus einem vorderen kleineren und hinteren größeren Abschnitt erkennen kann; auf der lateralen Seite ist sie durch eine flache dorsoventrale Furche angedeutet, und dorsal sieht man eine entsprechende Einkerbung, die bis auf die mediale Lamelle übergreift; auch die Urwirbelhöhle zeigt die übliche Bisquitform, die durch die Einschnürung der Wände hervorgebracht wird. Wer nicht auf diese Symptome zu achten gelernt hat, würde wahrscheinlich sie auch hier übersehen — aber für mich sind sie nicht leicht misszuverstehen.

An dem Embryo XV 704, welcher bereits 3 mm lang ist, drei beinah zum Durchbruch gelangte Kiemensäcke besitzt, und dessen Vagusplatte schon angelegt ist, begegnet man einer weitgreifenden Verschmelzung vorderer Rumpfsomite, welche ein vortreffliches Paradigma für die Occipitalsomite abgeben. Gerade die auf *z* folgenden Somite zeigen die Verschmelzung an ihrer dorsalen Hälfte, während sie ventral auf das deutlichste getrennt sind und sogar noch an den zur Muskelfaserbildung vorgedrungenen medialen Lamellen durch die Gruppirung der Muskelkerne ihre Zweiheit resp. ihre Composition erkennen lassen. Auf der dorsalen Hälfte erscheinen sie so groß, wie die Occipitalsomite; in der That ist aber die vordere Abtheilung sowohl des ersten als des dritten Rumpfsomites bedeutend schmaler als die normalen Rumpfsomite, und lateral ist besonders das dritte deutlich gespalten und zeigt seine Composition in klarster Weise.

Von den Occipitalsomiten zeichnet sich *r* durch besondere Größe aus, *u* ist etwas kleiner, und *t* steht mit dem gesammten Mesoderm des Vorderkopfes in ununterbrochenem Zusammenhange, so dass seine Urwirbelhöhle sich in den Längsspalt fortsetzt, der bis an die Mandibularhöhle sich nach vorn erstreckt, ohne auf diesem Wege durch irgend welche Querwände völlig unterbrochen zu werden. Allerdings sind, besonders über dem Spritzlochsack, Querwände vorhanden, aber sie gehen nicht durch, sondern bilden nur einzelne sackförmige Abtheilungen des ganzen Hohlraums — Abtheilungen, die eben offenbar

Digitized by Google

die letzten Reste primitiver Segmentation darstellen. Die von den Autoren angenommene Theilung des Vorderkopfmesoderms in die üblichen Prämandibular- und Mandibularhöhlen, Somit III, IV und V VAN WIJHE's sind eben spätere, secundäre Abtheilungen, welche auf den Einfluss der jetzigen Kiemenspalten- und Mundbildung zurückzuführen sind und nichts mit der primitiven Segmentation des Kopfes zu thun haben.

Um die Variabilität dieser Verhältnisse bei *Pristiurus* in das volle Licht zu rücken, will ich nun noch den Embryo XV 708 (Taf. 12 Fig. 3) beschreiben. Er misst 3,2 mm Länge, drei Kiemensäcke sind vorhanden, die Vagusplatte ist aber noch nicht gebildet. Von großen Occipitalsomiten ist keine Spur vorhanden, nur auf der einen Seite ist der dritte Kiemensack von caudaler und dorsaler Seite her durch ein größeres Somit umfasst, das aber auch nicht ohne Spuren von Verschmelzung ist. Alle übrigen Theile des Vorderkopf- und Occipitalmesoderms lassen deutlich eine große Zahl kleinerer Somite erkennen, welche den Rumpfsomiten an Länge ziemlich gleich sind. Über dem dritten Kiemensack nach vorn bis vor dem Hyoidsack kann man fünf solcher kleinerer somitartiger Abschnitte unterscheiden, die ungleich groß, alle mit einander verbunden bleiben, aber durch die Gruppirung ihrer Kerne und leichte Einbuchtungen an der dorsalen Wandung diese Composition erkennen lassen. Die Mandibularhöhle ist kleiner, dafür aber der Abschnitt des Mesoderms über dem Spritzlochsack länger als sonst, so dass man den Eindruck erhält, er sei auf Kosten der Mandibularhöhle verlängert — was in der That oft genug vorkommt, wie wir später auch bei anderen Selachiern sehen werden. Hinter dem dritten Kiemensack finden sich nur Somite von der Größe der normalen Rumpfsomite, keine Spur von Verschmelzung oder gar unverschmolzener großer Somite — ja eins der vordersten Rumpfsomite ist sogar größer, als die vor ihm liegenden Occipitalsomite.

Auf der anderen Seite ist die Mandibularhöhle gleichfalls kleiner als sonst, ihr hinterer Theil geht aber in urwirbelartige, unregelmäßig gestaltete Abschnitte über, deren Lumen mit dem der Mandibularhöhle in Zusammenhang bleibt. Daran schließen sich drei ähnliche unregelmäßige Anschwellungen des über dem Spritzlochsack befindlichen Mesoderms, und eben so ist das ganze Mesoderm bis hinter den dritten Kiemensack in undefinirbar unregelmäßige Bildungen getheilt, die alle ohne Lumen, also auch ohne jede Spur jenes Längsspaltes da liegen, den wir so oft und noch an dem vorigen Embryo

Digitized by Google

sahen. Wahrscheinlich wäre er in einem späteren Stadium noch aufgetreten. Von großen Somiten keine Spur: ein einziges, das den Versuch zur Verschmelzung zu machen scheint, liegt hinter dem dritten Kiemensack, lässt aber auf das unzweifelhafteste seine Composition erkennen. Die darauf folgenden Somite sind sämmtlich kleine Rumpfwirbel, deren zwei sogar wie bei dem Embryo 704 verschmolzen sind.

Die vorstehend dargestellten Varianten ließen sich noch vergrößern (vgl. XV 658, Taf. 12 Fig. 4), so mannigfaltig sind die Erscheinungen der Gliederung des Kopfmesoderms bei *Pristiurus*, seit die primitive Anlage der kleinen Somite unterdrückt, und die Metamerisation des vorderen Körpertheils der Wirbelthiervorfahren durch die größten morphologischen Umwandlungen völlig verwischt wurde; aber ich verzichte darauf, an dieser Stelle noch weitere Beweise seiner proteusartigen Wandelbarkeit zu geben. Wir werden später bei der Darstellung der Verhältnisse des Vorderkopfes darauf zurückkommen. Jetzt wende ich mich zur Darstellung dessen, was wir aus horizontalen Schnitten lernen können.

Mir liegen eine große Reihe von Schnitten aller Altersstufen vor, von 1 mm Länge angefangen. Die Vergleichung mit *Torpedo*, *Mustelus*, *Scyllium* ergiebt auch für die Horizontalschnitte dasselbe Resultat: unklarer, verwischter, unregelmäßiger als bei allen übrigen Selachiern sind die Mesodermverhältnisse bei *Pristiurus*. Handle es sich um den Vorderkopf, um die Occipitalgegend oder um die Rumpfsomite — alle drei Kategorien lassen im Vergleich zu den früher gewonnenen Einsichten und Ergebnissen sehr unbestimmte Eindrücke zurück.

Der jüngste Embryo XXXIV 971 zeigt die Medullarplatten noch völlig offen, die Kopflappen liegen breit da, ihr Gesammtdurchmesser ist beinah halb so groß, wie die Länge des Körpers. Das Mesoderm fließt vorn mit der Chorda und der dorsalen Entodermwandung in solcher Weise zusammen, dass auch keine Spur eines Unterschiedes der drei Bildungen zu erkennen ist, und das Entodermlumen eben so gut ein Mesodermlumen genannt werden könnte. Die Mesodermplatten sind bis an das Hinterende von der Chorda abgetrennt und liegen jederseits in breiten Bändern neben ihr — und doch erkennt man nur am Hinterende einige wenige (3—4) Furchen, welche aus dieser Masse ein Paar Somite so weit isoliren, dass man sie als solche deutlich erkennen kann. Der Raum, den diese hintersten Somite einnehmen, beträgt noch nicht den vierten Theil der Gesammt-

Digitized by Google

länge der Mesodermbänder — mehr als drei Viertel liegen also vor ihnen. Wie verhalten sie sich zur Metamerisation? Wir sahen bisher an allen Selachiern, dass die ersten, deutlich wahrnehmbaren Somite in der Mitte, nicht am Ende des Embryonalkörpers lagen, und dass die Somitbildung von da nach beiden Seiten, d. h. frontalwärts und caudalwärts fortschritt. Auf welchen morphologischen oder mechanischen Basen diese, gewiss nicht zufällige, Disposition beruht, mag einstweilen dahingestellt bleiben — jedenfalls aber ist es ein bemerkenswerther Umstand, dass auch von dieser Regel bei *Pristiurus* abgewichen wird. Nicht nur das Vorderkopfmesoderm, sondern auch die Occipitalregion zeigt sich so eng zusammengedrängt, dass keine trennende Furche in ihnen deutliche Urwirbel isolirt. Und dennoch erkennt man bei ausreichender Vergrößerung, dass die ganze Masse bis beinah an die Mitte der Kopflappen eine Cryptometamerisation erlitten hat, in derselben Weise, wie sie bei den übrigen Selachiern am Vorderkopf zu erkennen ist. Dies lehrt die Lagerung der Zellkerne, welche dicht an einander liegen auf dem medialen Rand des Mesoderms, überall da aber, wo eigentlich eine Furche zwei Somite trennen sollte, auch in das Innere des Mesoderms sich lagern, aber nur auf kurze Strecke, etwa 2—3 Zellen weit. Auch diese Disposition der Kerne ist nicht regelmäßig — manchmal fällt sie aus, oder sind die Abschnitte ungleich lang, die von ihnen abgetheilt werden. Wer auf diese Lagerung der Kerne nicht achtet, wird von einer Cryptometamerisation in diesen jüngsten Stadien nichts gewahr werden.

Wollte man nun aber die Zahl der Cryptosomite berechnen, die in einem Embryo von 1 mm Länge sich vorfinden, so müsste man, da die 3—4 deutlich abgegrenzten Somite nur das hintere Fünftel der Körperlänge einnehmen, diese Zahlen mit 5 multipliciren, käme also auf 10—15. Zählt man nun annähernd die Cryptosomite vor den deutlich begrenzten, so kann man bis auf die Mitte der Kopfplatten wohl eine solche Ziffer herausrechnen.

An dem 1 mm langen Embryo XXXIV 977 ist die hintere Hälfte der Mesodermbänder segmentirt, aber die Somite sind so unregelmäßig in Größe und Gestalt und so nah an einander gedrängt, dass man sie kaum zählen oder auf ihre genauere Beschaffenheit prüfen kann. Die vordere Hälfte der Mesodermbänder zeigt auch nicht den leisesten Anflug einer Segmentation, wohl aber die Lagerung der Zellen an dem medialen Rande ganz in der Weise, welche der Urwirbelbildung voranzugehen pflegt.

Digitized by Google

Genau eben so steht es mit dem Embryo 974, der auch 1 mm lang ist. Man sieht, dass die hintere Körperhälfte in Somite gegliedert ist, oder richtiger, dass die Somitbildung durch allerhand Zelldispositionen sich verräth, aber auch hier ist Alles zu dicht und zu regellos, als dass man nähere Angaben machen könnte. An der vorderen Körperhälfte keine Spur einer Gliederung!

Bei dem um Weniges größeren Embryo 972 — er misst 1.3 mm — sind die Somite der hinteren Körperhälfte wesentlich deutlicher und auch etwas regelmäßiger gelagert. Leider sind die Schnitte etwas durch einander geschoben und partiell zerstört, so dass ein genaues Bild nicht zu gewinnen ist. Vorn ist keine Gliederung zu sehen, nur kann man hier und da den medialen Rand in kleine Bogenabtheilungen umgewandelt sehen, deren jede wahrscheinlich einem Somit entspricht. Diese Bögen zeigen 4—5 Zellen, welche wie alle Embryonalzellen von *Pristiurus* neben ihren stark gefärbten Kernen und dem gleichmäßig matt gefärbten Plasma noch eine Menge gleichfalls stark gefärbter Dottertröpfchen enthalten, welche dazu beitragen, die Zellgrenzen zu verwischen.

Bei Embryonen von 1,5 mm Länge tritt schon ein klareres Bild auf. Embryo 973 lässt an der hinteren Körperhälfte beiderseits 10—12 Somite gut erkennen — zugleich aber liefert er auch einen weiteren Beweis der Unregelmäßigkeit ihrer Gestalt. Man kann jetzt sehr deutlich sehen, dass kein einziges Somit von seinem Nachbar durch eine gerade Furche oder Trennungslinie abgegrenzt wird, dass kaum eins von ihnen genau so lang ist, wie das andere, ja dass mehrere doppelt so groß resp. doppelt so klein sind wie andere. Auch hängen mehrere von ihnen in unregelmäßiger Weise mit ihren Nachbarn zusammen. Vorn ist nur eine dicht gedrängte Zellmasse ohne Gliederung zu sehen, welche bis über die Hälfte des Körpers hinübergreift; an dem vordersten Ende, wo später die Mandibularhöhle auftritt, ist bereits eine kleine Höhlung zu bemerken.

Bei gleicher Länge zeigt Embryo 975 doch einen Fortschritt gegen den vorigen, in so fern die Segmentirung über die Mitte des Körpers auf den Occipitaltheil übergreift. Freilich ist sie sehr unbestimmt und lässt sich kaum mit den bei *Mustelus* oder *Torpedo*, auch nicht bei *Scyllium* vorhandenen Verhältnissen vergleichen. Es scheinen drei etwas längere Somite vor und in der Mitte des Körpers aus dem bisher ungegliederten oder vielmehr crypto-segmentirten vorderen Mesoderm abgetheilt zu werden. Sie machen den Eindruck, länger zu sein, als die Somite der hinteren Hälfte dieses

Digitized by Google

Embryos — aber wie weit sie componirt oder unvollkommen getheilt sind, lässt sich gar nicht beurtheilen. Da an diesem Embryo schon Andeutungen der Spritzloch- und Hyoidsackbildungen vorliegen, so scheint in dieser Abgrenzung der Occipitalsomite ein Vorgang zu liegen, der nicht der primitivsten sondern bereits abgeleiteteren Segmentirung zuzurechnen ist, auf welche umgestaltende Factoren Einfluss gewonnen haben.

Damit aber die Proteus-Natur des *Pristiurus* von Neuem zur Geltung komme, will ich nun den Embryo 976 von gleichfalls 1,5 mm Länge beschreiben. Das Medullarrohr ist an einigen Stellen eben im Verschluss begriffen, merkwürdiger Weise aber in der Gegend des vorderen Neuroporus schon geschlossen, während sonst der Verschluss an dieser Stelle zuletzt erfolgt. Weder ist der Spritzlochsack noch der Hyoidsack anders als nur in leichten Wölbungen der Entodermwandung wahrzunehmen — dennoch aber gewähren die beiderseitigen Mesodermbänder den Eindruck einer ziemlich deutlichen Metamerisation, die sich sogar bis in die vordersten Theile, d. h. die bereits in Anlage begriffene Mandibularhöhle, in Andeutungen verfolgen lässt. Dabei zeigen sich in der eigentlichen Occipitalgegend etwas größere Abtheilungen, im Ganzen aber sind Kopf- und Rumpfsomite nicht wesentlich von einander unterschieden.

Ich brauche nicht zu wiederholen, dass auch dieser Embryo an Deutlichkeit der Metamerisation keinen Vergleich mit den *Torpedines* aushält, besonders nicht betreffs der Vorderkopfsomite — aber gegenüber den meisten anderen *Pristiurus*-Embryonen beweist er, dass deren Undeutlichkeit nicht ursprünglich, sondern abgeleitet ist, und dass die vordere Körperhälfte durch Verwischen und Vernichten ihrer primitivsten Gliederung zu jenen Auffassungen verleitet hat, welche in der Litteratur existiren und in mehr oder weniger directer Abhängigkeit von den traditionellen vergleichend-anatomischen Gesichtspunkten erwachsen sind. —

So weit hatte ich die vorliegende Arbeit gefördert und die Ausarbeitung des Manuscriptes gebracht, als ich, bemüht immer breitere thatsächliche Basen für meine Auffassungen zu gewinnen resp. sie an denselben zu prüfen, neben einer Reihe anderer *Pristiurus*-Embryonen auch zwei ganz kleine in Horizontalschnitte zerlegen ließ und das Folgende an ihnen beobachten konnte.

Beide Embryonen XXXIV 980 und 981 sind um etwas jünger, als der jüngste von den hier bisher beschriebenen, denn sie haben noch nicht die volle Größe eines Millimeters erreicht, sind vielmehr

Digitized by Google

0,8 mm lang (Taf. 12 Fig. 1). Sie erscheinen um so breiter, zudem sind die Kopflappen ganz flach ausgebreitet, und keine Spur einer Erhebung des Randes der Medullarplatte ist vorhanden. Dagegen ist die Chorda bis über die Mitte hinaus, von hinten her betrachtet, entwickelt, aber offenbar noch innig mit dem Entoderm verbunden; am Vorderkopf ist sie noch völlig im Gewebe desselben enthalten. Neben ihr liegen die breiten Mesodermbänder, nach vorn zu etwas ausgebreitet, wie es die Kopflappen ermöglichen.

Es zeigt sich nun, dass in diesem frühen Stadium das Mesoderm regelmäßig segmentirt ist. Man kann mit ziemlicher Sicherheit zwölf bis dreizehn Somite zählen, deren vorderstes bis in den Anfang der Kopflappen hineinreicht. Es zeigt sich aber eben so klar, dass die Disposition der einzelnen Zellen, welche die Somite aufbauen, eine durchaus unregelmäßige ist und nur hier und da mit der Disposition verglichen werden kann, die bei anderen Selachiern, besonders bei *Torpedo* besteht. Nur an wenigen Somiten trifft man auf eine Anordnung der Zellen, die, um eine gemeinsame Höhle radiär gruppirt, ihre Spitzen nach innen und ihre breiteren Basen nach außen kehren und dort zugleich die Kerne aufweisen. Solche Bilder zeigen sich bei den vorliegenden Embryonen, aber nur in einigen Somiten. Bei den meisten ist diese Anordnung der Zellen gestört, und eine Anzahl von Kernen findet sich mitten im Inneren des Urwirbels, die Lagerung der übrigen ist scheinbar willkürlich, und oft erscheint es auch hier so, als hätte eine plötzliche Erschütterung nicht nur die regelmäßige Gruppirung der Zellen und Kerne durch einander geworfen, sondern sogar einzelne Bezirke des einen Somits in die eines anderen hinein getrieben und kaum eine der regelmäßigen Anlagen unberührt gelassen. Man kann nicht einmal von unvollkommener Theilung oder von Verschmelzung sprechen: bei dem allgemeinen Durcheinander verschwinden solche controllirbaren Situationen. Und trotzdem sind bis nach vorn in die Kopflappen hinein noch Abgrenzungen erhalten, welche die deutlichsten Beweise der einstens bestanden habenden regelmäßigen Somite liefern. Glücklicher Weise sind beide Embryonen so vortrefflich conservirt und geschnitten, dass eben diese Disposition der Somite weder durch Verzerrung noch durch Schrumpfung gelitten hat und den deutlichsten Beweis dafür ablegt, dass der Vorderkopf von *Pristiurus* eben so wie *Torpedo*, wenn das richtige Stadium getroffen wird, seine Urwirbelbildung noch heute erkennen lässt.



Digitized by Google

Aber ich habe bei diesen Embryonen noch auf ein anderes bemerkenswerthes Factum hinzuweisen. Über der ausnahmsweise deutlichen Segmentirung des Mesoderms zeigt sich auch eine Segmentirung des Ectoderms, so dass man hier den Eindruck erhält, die Metamerisation des ganzen Körpers zu beobachten. Diese Segmentirung des Ectoderms schließt sich im Großen und Ganzen der des Mesoderms an, im Einzelnen weichen die Einschnürungen zwischen den verschiedenen Ectodermringen von denen der Urwirbel freilich ab: schon die Unregelmäßigkeit der letzteren macht auch die des Ectoderms unvermeidlich; es ist aber interessant genug, dass eine annähernde Übereinstimmung beider Segmentationen nachzuweisen ist. Wie weit diese Segmentation des Ectoderms sich nachher in der sogenannten Neuromerie — die besonders bei *Mustelus* deutlich in die Erscheinung tritt — fortsetzt, bleibt späterer Auseinandersetzung vorbehalten.

Ich kann noch mit wenigen Worten berichten, dass ich die Anlagen ventraler Wurzeln für $v$ oft genug an jungen Embryonen beobachtet habe, dass $w$ fast immer angelegt wird, und dass $x, y, z$ stets damit ausgerüstet werden. Ganglienanlagen finden sich im Bereich der Somite $v$ und $w$ nur sporadisch, für $x, y, z$ fast regelmäßig.

## 19. Vagus und Lateralis bei Selachier-Embryonen.

Es galt in früheren Jahren als feststehend, dass der Vagus sich wie alle übrigen sensiblen Nerven des Kopfes und Rumpfes aus der Ganglienleiste bilde, die zuerst von Balfour nachgewiesen und als gemeinsamer Mutterboden aller Kopf- und Rumpfganglien angesehen ward. Die seriale Homologie der Kopf- und Rumpfganglien ward aber schon vorher als feststehend angesehen; es ist bekannt, wie die moderne Auffassung der Wirbelthiermorphologie, zumal die des Kopfes, durch Gegenbaur auf die Polymerie des Vagus gegründet wurde, dessen einzelne Componenten als mit eben so vielen Rumpfnerven homodyname Bestandtheile des Wirbelthierkörpers, somit als Exponenten von Metameren oder Somiten angesehen wurde, noch ehe die Ganglienleiste aufgefunden und in ihrer morphologischen Bedeutung abgeschätzt ward.

Es ist das große Verdienst Froriep's[1], diese als selbstverständ-

[1] Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis etc. Arch. Anat. Phys. 1885 pag. 1—52.

Digitized by Google

lich angesehene Homodynamie der Vagus- und Spinalganglien zuerst ausdrücklich in Abrede gestellt zu haben, gestützt auf den von ihm gebrachten Nachweis der Abstammung der Vagus-Glossopharyngeus- und Facialisganglien von besonderen Bezirken des seitlichen Ectoderms über den Kiemenspalten, worin er durch BEARD[1] unterstützt ward, der denselben Fund unabhängig und gleichzeitig gemacht und durch die wichtige Beobachtung erweitert hatte, dass die sogenannten dorsalen Äste der Kopfnerven durch fortschreitende Abspaltung vom Ectoderm gebildet werden. Die FRORIEP'sche Gegenüberstellung der Spinal- und Kopfnerven ward der Ausgangspunkt zu weiteren Erörterungen, welche gleichzeitig bei FRORIEP und GEGENBAUR zu der Annahme eines spinalen und präspinalen, oder vertebralen und prävertebralen Kopfabschnittes, oder Paläocranium und Neocranium — kurz zu der Annahme der Composition des Craniums aus zwei angeblich grundverschiedenen Abschnitten führte, deren vorderer als ungegliedert angesehen ward, während der hintere aus verschmolzenen Metameren herrühren sollte.

Auf die einzelnen Phasen dieser Begriffsentwicklungen und der ihnen zu Grunde liegenden Forschungen einzugehen, möchte ich verschieben, bis ich Gelegenheit gehabt haben werde, eine Anzahl neuer und fundamentaler Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der prootischen Kopfregion der Selachier darzustellen, die geeignet erscheinen, dieser Frage ein anderes Gesicht zu geben. Nur beiläufig möchte ich darauf hinweisen, dass in einer neuen Arbeit von GORONOWITSCH[2] die Befunde von FRORIEP und BEARD zum Theil ausgedehnt, z. Th. aber auch mit nicht einwandsfreien Zuthaten versehen werden, deren Richtigstellung um so wünschenswerther erscheint, als durch dieselben nicht nur das Problemgebiet der morpho-phylogenetischen Fragen, sondern auch die Histogenese des Nervensystems berührt wird.

GORONOWITSCH widerspricht nämlich nicht nur der Ableitung der Kopfganglien von der Ganglienleiste, er ist auch geneigt, die Spinalganglien von anderem Ursprung herzuleiten — wie er andeutet, aus Elementen der Lateralisanlage! Eben so wenig will er der Ganglienleiste einen Antheil an der Bildung der Nervenfasern

---

[1] BEARD, The system of Branchial Sense Organs etc. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 26 pag. 95—156.

[2] Untersuchungen über die erste Anlage der Cranialnerven bei *Salmo fario*. Nouv. Mém. Soc. Natural. Moscou Tome 16 1898.



Digitized by Google

zuerkennen; vielmehr schließt er sich der durch SEDGWICK erweiterten HENSEN'schen Lehre an, die ja auch in FÜRBRINGER einen Anhänger gefunden hat, und lässt die Nervenfaser aus »plasmodischen mesodermalen Netzen« sich herausbilden. Da aber die Ganglienleiste doch nun einmal da ist, so muss sie auch irgend eine Bedeutung haben, und so glaubt GORONOWITSCH, dass die sog. »Ganglienleisten Skleroblastenwucherungen darstellen, welche einst als Schutzgebilde für das Centralnervensystem dienten, später aber, in Folge neuer Auflagerungen von Skeletgebilden seitens der Hautsinnesorgane, ihre physiologische Bedeutung verloren haben. Dadurch erklärt sich die Reduction dieser ectoblastogenen Leisten und die Auflösung derselben in Mesenchymgewebe« (l. c. pag. 50).

Eingehende Beobachtung der Entwicklung des Vagus bei Selachiern im Allgemeinen und bei *Torpedo ocellata* im Besonderen bringt nun aber in alle diese Widersprüche und halben Wahrheiten neues Licht — und so gehe ich dazu über, meine thatsächlichen Befunde hier darzustellen.

Ich nehme Abstand davon, an dieser Stelle die Frage zu erörtern, ob die Ganglienleiste ein Product des Ectoderms neben der Medullarplatte sei, ob sie ausschließlich der Medullarplatte selbst entstamme oder von beiden zugleich hergestellt werde: ich will hier nur erörtern, was aus dem Theile der Ganglienleiste wird, welcher hinter der Ohrblase sich findet und bis zu den Occipitalsomiten caudalwärts sich erstreckt — also dem Bezirk, welcher vom Glossopharyngeus und Vagus eingenommen wird.

## A. Entwicklungsphasen der Vagusplatte bei *Torpedo ocellata*.

Ich beginne meine Darstellung mit der Beschreibung des Befundes an einem Embryo von 4 mm Länge, der, wie die meisten hiernach beschriebenen, in Horizontalschnitte von $7^1/_2\ \mu$ zerlegt worden ist.

Embryo XXXVIII 148. Die Ganglienleiste hinter der Ohranschwellung, welche noch keine Einstülpung sondern erst eine Verdickung des Ectoderms bildet, zeigt sich in beträchtlicher Dicke. Während sie an den vorderen Theilen des Rumpfes — so weit wie sie in diesem Stadium überhaupt schon gebildet ist — nur zwei Zellen breit ist, ist sie hinter dem Ohr, also neben dem Theil des Medullarrohres, welches dem späteren Nachhirn entspricht, 4—5 oder gar

Digitized by Google

mehr Zellen breit, und diese Zellen lagern sich in unregelmäßiger Weise, bald locker, bald kleinere Klümpchen oder Ketten bildend, zwischen Medullarrohr und Ectoderm, letzteres in leicht geschwungenem, convexem Bogen nach außen drängend. Caudalwärts verschmälert sich der Breitendurchmesser dieser Region bald, und da erreicht die Ganglienleiste eben die normale Dicke von 2—3 Zellen. Die verdickte Partie ist der Mutterboden der Glossopharyngeus-Vagusplatte.

Verfolgt man die Horizontalschnitte ventralwärts, so sieht man, wie ein vorderer Abschnitt dieses Theils der Ganglienleiste oder, wie ich sie jetzt kurzweg nennen will, der Vagusplatte, sich von einem hinteren allmählich abgliedert: der vordere Abschnitt wird zum Glossopharyngeus, der hintere zum eigentlichen Vagus.

Auf den dorsaleren Schnitten erkennt man noch, wie die Vagusplatte mit den Zellen des Medullarrohres in plasmatischem Zusammenhange steht, d. h. wie Zellen des Medullarrohres in die Vagusplatte übergreifen, also offenbar im Begriff stehen, aus dem Verbande des Medullarrohres in den der Vagusplatte überzugehen. Eben so sieht man aber auch an etwas weiter ventral gelegenen Schnitten hier und da Zellen des Ectoderms auswandern und in den Verband der Vagusplatte übertreten; auf der Höhe der Chorda hört dieser Process aber auf, die ganze Vagusplatte hat dort ein Ende und wird nur noch durch einige Zellklümpchen dargestellt, welche außen von den Somiten *t* und *s* sich vorfinden. Caudalwärts läuft die Vagusplatte über dem Somit *u* in eine etwas schräg gerichtete, dünne, 1—2 Zellen starke Verbindung mit dem Rumpftheil der Ganglienleiste aus, welcher ventralwärts noch nicht die Spitze der Rumpfsomite erreicht hat. Die Occipitalsomite ihrerseits schieben sich vom Bauch her zwischen die Vagusplatte und das Medullarrohr ein, und gerade an der Stelle, wo der Glossopharyngeus sich vom Rest der Vagusplatte abgliedert, tritt das Mesoderm dorsalwärts zuerst in die Erscheinung — als eine unregelmäßige Zellmasse, die bereits alle Andeutungen früherer Gliederung in urwirbelartige Somite aufgegeben hat. Nur neben der eigentlichen Vagusplatte behält das Mesoderm den Urwirbelcharakter bei, und man sieht nach wenigen Schnitten, welche die dorsalen Kuppen der Somite getroffen haben, die beiden Urwirbellamellen und den zwischen ihnen befindlichen Spalt, die Urwirbelhöhle. Die Quergliederung dieser Mesodermpartie ist im ersten Abschnitt dieser Arbeit dargestellt — weiter unten werde ich Gelegenheit haben, auf sie zurückzukommen.

Digitized by Google

An einem Embryo von 5 mm Länge (XXXVIII 137) trifft man auf die folgenden bemerkenswerthen Dinge.

Die Vagusplatte befindet sich im Allgemeinen noch in demselben Zustande, wie bei dem vorher beschriebenen Embryo, nur erscheinen die Zellen, aus denen sie besteht, zahlreicher, und zugleich macht sich ein Überwiegen einer gewissen Zusammenordnung in Klümpchen bemerklich, von denen aber einstweilen nicht angegeben werden kann, ob sie in einem irgendwie geordneten Zustande oder nur in zufälligen Verbindungen zu einander stehen, die eben durch die Zunahme der Zellenmasse bedingt seien.

Immerhin möchte ich schon an diesem Embryo und diesem Stadium die Vorbereitungen zu einer Differenzirung erkennen, welche sich später geltend macht: so ist besonders der Glossopharyngeusabschnitt bereits gründlicher von der eigentlichen Vagusplatte geschieden, und es macht sich an ihm ein Unterschied zwischen einem medialen und einem lateralen Abschnitt geltend. Der mediale Abschnitt, welcher dem Medullarrohr näher liegt, erscheint als eine zusammenhängende, längliche Platte von 2—3 Zellen Breite, welche frontalwärts bis zwischen die Ohrblasenverdickung und das Medullarrohr reicht[1], dorsal mit dem Medullarrohr im Zellaustausch steht resp. Zustrom aus dem Medullarrohr empfängt, caudalwärts auf den dorsal liegenden Schnitten mit der Vagusplatte noch in Verbindung steht, ventralwärts aber, wie schon berichtet, sich von letzterer unter Volumverminderung abtrennt. Der laterale Abschnitt ist im Gegensatz zum medialen von lockererem Gefüge und macht den Eindruck eines Netzwerkes, dessen unregelmäßige Maschen mit der medialen Platte an den verschiedensten Stellen verschmelzen, ventralwärts aber, sich verdichtend, zu einem nach außen abgerundeten integrirenden Stück des Glossopharyngeus werden, das aus dem Ectoderm an einzelnen

[1] Es geschieht immer noch, dass Autoren die Unterbrechung der Ganglienleiste zwischen dem Facialis-Acusticus einer- und dem Glossopharyngeus andererseits, die bei *Pristiurus* und einigen anderen Selachiern sich findet, für ein typisches Ereignis halten und darauf tiefgreifende Gegensätze zwischen prootischen und metotischen Nerven und Kopfabschnitten gründen. Es kann nicht oft genug wiederholt werden, dass eine solche Unterbrechung bei *Torpedo* überhaupt nicht vorkommt, dass vielmehr eine dicke Schicht Ganglienleistenzellen hinter der Ohrblase Facialis und Glossopharyngeus continuirlich verbindet; auch bei *Pristiurus* ist die Unterbrechung nicht immer vorhanden. Bei weiterer Entwicklung löst sich dieser Verbindungstheil eben so auf, wie bei allen Spinalganglien sich allmählich die Brücken zwischen je zwei benachbarten Ganglien auflösen.

Digitized by Google

Stellen geringfügigen Zuwachs erhält und auf weiter ventralwärts geführten Schnitten zu einem ovalen Gebilde anschwillt, dessen ursprüngliche Scheidung in laterale und mediale Elemente zunächst zu verschwinden scheint, um erst in späteren Stadien sich von Neuem darzustellen, wie weiter unten geschildert werden wird.

Ehe ich von den weiteren Entwicklungen der eigentlichen Vagusplatte, also dem Theil des Gesammtgebildes spreche, welcher auf den vorderen Glossopharygeusabschnitt folgt, möchte ich noch darauf hinweisen, dass der Abschnitt der Ganglienleiste, welcher diese beiden Theile verbindet, nicht ohne wesentliches Interesse ist. An dem vorliegenden Embryo sieht man nämlich, dass dieses Verbindungsstück keinen lateralen Antheil aufweist, welcher so eben für den Glossopharyngeus beschrieben wurde, somit auch keine netzartige Structur besitzt, sondern eine directe Fortsetzung der schmäleren medialen Abtheilung des Gesammtgebildes darstellt. Dennoch aber bildet dieses Verbindungsstück zwei, ventralwärts sich von einander trennende, durch einen Auswuchs des Mesoderms geschiedene, kleinere Fortsätze oder Klümpchen, welche bis zu einer gewissen Tiefe sich noch unterscheiden lassen, dann aber verschwinden. Wir werden diese beiden, zwischen Glossopharyngeus- und Vagusplatte ein besonderes Dasein führenden Theile der Gesammtplatte später wieder zu behandeln haben und in ihnen sehr merkwürdige Gebilde erkennen. Zwischen sie drängt sich Mesoderm hindurch, welches den dort liegenden Somiten entstammt und nachbarliche Beziehungen mit dem Ectoderm eingeht, über die ich weiter unten ausführlich berichten werde.

Die eigentliche Vagusplatte, zu deren Betrachtung ich mich nun wende, zeigt eben so, wie die kleinere Glossopharyngeusplatte, eine Zusammensetzung aus einem medialen und einem lateralen Abschnitte, welche auf diesem Stadium freilich noch nicht so deutlich von einander unterschieden werden können, wie bei letzterer schon jetzt, oder wie bei der Vagusplatte eines etwas älteren Embryos von etwa 6 mm Länge. Immerhin aber erkennt man in dem Durcheinander von Zellen ziemlich klar, dass der laterale Theil an Breite und Zellmasse ventralwärts das Übergewicht über den medialen gewinnt, welcher mitunter nur 1 Zelle breit ist, ja wohl hier und da ganz unterbrochen erscheint.

Die gesammte Vagusplatte schiebt sich auf diesem Stadium mehr und mehr, wie man auf den ventral gelegenen Schnitten beobachten kann, an das Ectoderm heran und entfernt sich entsprechend vom

Digitized by Google

Medullarrohr. Der Zwischenraum zwischen beiden wird ausgefüllt vom Mesoderm in seinen verschiedenen Entwicklungs- und Differenzirungszuständen. Auf einer gewissen Höhe sieht man inmitten des Mesoderms die dorsalen Anfänge der Somite, welche zwischen Glossopharyngeus und Vagus I gelagert sind, und weiter caudalwärts die dorsale Spitze jenes Somits, über welches die eigentliche, spinale oder Rumpf-Ganglienleiste in schräger Richtung hinüber an das Ectoderm geht zur Bildung der Vagusplatte, ein Stück, welches ich als Commissur bezeichne. Diese beiden Theile der Somitreihe des Hinterkopfs ragen dorsal am meisten vor und werden desshalb zuerst von Horizontalschnitten getroffen. Außer diesen beiden formirten Theilen erfüllt loses, sternförmige Zellen enthaltendes, embryonales Bindegewebe den Zwischenraum.

Auf der Hälfte der Entfernung vom frontalen Anfang der eigentlichen Vagusplatte bis zum Übergang derselben in die Rumpfganglienleiste sieht man nun bei dem vorliegenden Embryo auf der linken Seite einen schmalen Zellstrang von der medialen Lamelle der Vagusplatte über die dorsale Kante des daneben liegenden Somits *s* schräg nach hinten ziehen. Dieser Strang besteht aus wenigen Zellen, deren Plasma mit einander zu verschmelzen scheint. Dicke und Breite des Stranges scheint gleich groß und beträgt nur zwei Zellen neben und unter einander, während der Länge nach wohl 5—7 Zellen sich an einander schließen. Dieser Strang senkt sich auf dem nächsten Schnitt hinter die mediale Lamelle des Somits *s* hinab und zeigt eine Ansammlung von vielleicht 8—10 Zellen, die wie ein Klümpchen sich in die mediale Lamelle des Somits hineindrängen, es vor sich her schiebend. Auf dem folgenden Schnitt verlängert und verschmälert sich das Klümpchen und streckt sich eine Zelle breit neben den zur Muskelfaserbildung sich anschickenden Zellen des Somits in die Länge. Auf dem nächsten Schnitt ist es noch weiter in die Länge gestreckt, d. h. es finden sich dahinter ähnliche Zellstränge, welche sich in derselben Weise den medialen Lamellen der Somite *t* und *u* anschmiegen, das hinterste freilich auf der Grenze zwischen *t* und *u*, so dass es nicht einem oder dem anderen, sondern beiden zugleich zuzurechnen wäre.

Prüft man nun den übrigen Thatbestand, so erkennt

Digitized by Google

man, dass ganz ähnliche Zellstränge oder Klümpchen weiter caudalwärts neben den Somiten *v*, *w*, *x* etc. zu finden sind, und kann hieraus mit Sicherheit, wenn auch mit einiger Überraschung schließen, **dass es sich bei all diesen Bildungen um Spinalganglien handelt.** Dass neben den Somiten *x*, *y*, *x*, *w*, *v* Spinalganglien zu finden seien, brauchte nach den bisherigen Erfahrungen und den geltenden Anschauungen nicht Wunder zu nehmen — es sind das eben jene Spinalganglienreste oder Rudimente, welche für die Occipitalnerven resp. den Hypoglossus bekannt sind, für die Somite *x*, *y*, *z* auch bereits von den meisten Autoren, für *w* und *v* nur gelegentlich (SEDGWICK und BRAUS) aufgefunden und erwähnt wurden, und wo sie noch nicht gefunden wurden, doch vorausgesetzt werden durften. Dass aber auch für *u*, *t* und *s* und, wie wir bald sehen werden, für *r*, *q* und sogar *p* und *o* Spinalganglienrudimente nachweisbar werden könnten, hat die Wirbelthiermorphologie bis zu dieser Stunde nicht geglaubt — und so stehen wir hier in der That vor einem Factum, dessen Bedeutung sehr weittragend ist und mit den herrschenden Anschauungen in starkem Widerspruch steht. Diese Bedeutung wird in der 21. Studie erörtert werden, hier will ich den Bereich des Thatsächlichen, so weit er mir augenblicklich zugänglich ist, weiter darzulegen versuchen.

Das bisher Beschriebene fand sich auf der linken Seite des Embryos 137; auf der rechten liegen die Verhältnisse etwas anders. Eine verbindende Brücke zwischen diesen Ganglien — die ich von jetzt an Vagusspinalganglien nennen werde — existirt nicht oder nicht mehr, wohl aber findet sich ein längliches Klümpchen von 1—2 Zellen Breite, welches in der ganzen Länge an der medialen Lamelle der Somite *s* und *t* hinabgeht, anfänglich ungetrennt verläuft, auf dem nächsten, ventralwärts folgenden Schnitt aber sich in zwei auf einander folgende, neben *s* und *t* gelegene Stücke theilt, auf die ein drittes ähnliches Klümpchen folgt, das neben *u* liegt, gerade in derselben Querebene, in welcher außen von *u* die hintersten Zellen der Vagusplatte zu erkennen sind. Es finden sich dann auch auf dieser Seite ähnliche Ganglienleistenelemente oder kurzweg Ganglienreste an dem medialen Hinterrand von *r*, von *w* etc. bis *z* und bis zu den eigentlichen Rumpfspinalganglien.

Alle diese Stränge oder Klümpchen liegen auf der Höhe der muskelfaserbildenden Zellen der medialen Lamelle der Urwirbel. Tiefer hinab erstrecken sie sich nicht. Wir

Digitized by Google

werden später sehen, welche weiteren Beziehungen sich indess gelegentlich noch einstellen. (Siehe pag. 96 u. 102.)

Im Übrigen sind die weiteren Verhältnisse der Vagusplatte verhältnismäßig einfach darzustellen. Eine Unterscheidung medialer und lateraler Bestandtheile derselben wird immer schwieriger, obschon es nicht zweifelhaft sein kann, dass auf den dorsaler gelegenen Schnitten Antheile beider Lamellen noch fortgesetzt neben einander existiren, aber vielfach in Contact mit einander treten. Das Bild, welches die Schnitte gewähren, ist indess weniger das eines Netzwerkes, als das eines regellos neben einander liegenden Haufens von Zellen, welche frontalwärts in zahlreicheren Schichten und mit einem größeren Gesammtbreitendurchmesser sich finden, als auf der caudalen Hälfte der Platte. Letztere verschmälert sich zusehends zur Breite von zwei bis drei Zellen, wird dann noch schmäler und kreuzt in schräger, nach hinten und innen gewendeter Richtung das Somit *u*, dessen laterale Lamelle außen vor der Commissur — wie ich das schräge Stück der Ganglienleiste ein für alle Mal nenne, welches die Vagusplatte mit der eigentlichen Ganglienleiste verbindet — liegen bleibt, während die mediale, Muskelfasern bildende Lamelle auf den folgenden Schnitten innen zum Vorschein kommt, und geht dann zwischen Somit und Medullarrohr in normaler Lagerung nach hinten.

Unterhalb derjenigen Schnitte, welche diese Commissur zur Darstellung bringen, und besonders außen von dem Somit *u* verdünnt sich dann die Vagusplatte allmählich zur Breite nur einer Zelle; ich glaube, dass auch diese ventral gelegene Partie der Platte aus Elementen besteht, die alle der eigentlichen Ganglienleiste entstammen, deren Composition aus lateralen und medialen Elementen hier ein Ende hat.

Dass es sich bei den hier dargestellten, bemerkenswerthen Verhältnissen der Vagusspinalganglien zwar nicht um regelmäßig, aber doch wiederholt auftretende Verhältnisse handelt, geht aus Befunden hervor, welche an anderen, auf derselben Höhe der Entwicklung stehenden, 5 mm langen Embryonen zu machen sind.

Der Embryo 99 zeigt zwar die Brücke zwischen Glossopharyngeus- und Vagusplatte, lässt aber keine Reste von Spinalganglien erkennen. Erst neben dem Somit *w* auf der rechten und neben *x* auf der linken Seite sieht man unbedeutende Reste der zugehörigen Ganglien, welche indess allem Anschein nach bald geschwunden wären, da ihre Zellen schon die Anzeichen histolytischer Processe aufweisen.

Digitized by Google

Man bemerkt freilich in dem Zwischenraum zwischen Medullarrohr und den Somiten *s*—*u* gelegentlich dunkler gefärbte Zellstränge, die aussehen, als seien auch sie abgeschnittene Theile eines solchen Ganglions (Taf. 9 Fig. 1, 4—8 *Art. vert.*). Aber das ist nicht der Fall, vielmehr sind es Wandungszellen eines Gefäßes, das dorsal von den Aorten sich anlegt und als erste Vene fungirt, ohne doch den Namen einer Vene zu haben. Dies Gefäß hat RAFFAELE in seiner Arbeit über die erste Entwicklung der Gefäße des Selachierembryos als Vaso cerebro-spinale bezeichnet und dabei wahrscheinlich gemacht, dass es in späteren Stadien nach Obliteration mehrerer bestehender und Entwicklung mehrerer neuer Gefäßbahnen zur Spinalarterie wird. Die Wandungen dieses Gefäßes, das jedenfalls eines der ältesten des Selachierkörpers ist, legen sich um dieselbe Zeit an, wie die hier dargestellten Processe am Nervensystem verlaufen. Indem ich darauf hinweise, dass man es bei oberflächlicher Betrachtung mit rudimentären Resten der Ganglienleiste verwechseln könnte, behalte ich mir vor, seine Beziehungen und primitiven Verwerthungen später an anderer Stelle darzustellen.

Den Unterschied eines angeschnittenen Stückes der Wandung des Cerebrospinalgefäßes und der Vagusspinalganglien erkennt man am besten bei denjenigen Embryonen, welche beides neben einander zeigen, also bei dem oben geschilderten Embryo 137 und bei dem jetzt darzustellenden Embryo 103.

Man findet bei ihm an der Glossopharyngeusplatte eine kleine Ansammlung von Zellen, die wohl als Rest eines Spinalganglions gedeutet werden dürften; sie liegt wiederum an der caudalen Circumferenz der Platte, erstreckt sich aber ventralwärts nicht weit hinab. Von Vagusspinalganglien findet sich nur ein kleines Klümpchen rechterseits auf der Grenze zwischen Somit *s* und *t*; dicht daneben liegen sieben oder acht Zellen der Gefäßwandung des Cerebrospinalgefäßes (Taf. 13 Fig. 4): sie fallen durch ihre stärkere Tinction noch mehr ins Auge, als die durch den Schnitt getroffenen Zellen des Ganglions. Andere Vagusspinalganglien finden sich nicht, nur rechts ist unter der Commissur der Ganglienleiste zur Vagusplatte ein Klümpchen von Ganglienleistenzellen neben dem Myotom *u* sehr deutlich und bestimmt zu sehen. Auch *r*, *ur*, *x* etc. haben ihre Ganglienreste auf beiden Seiten.

Bei dem Embryo 103 bietet sich nun Gelegenheit, von einer anderen Eigenthümlichkeit in der Entwicklung der Vagusplatte zu sprechen, die gleichfalls von wesentlicher Bedeutung ist.

Digitized by Google

Betrachtet man auf Horizontalschnitten die Vagusplatte auf beiden Seiten jedes Embryos, so wird man häufig finden, dass ihre Ausdehnung caudalwärts ungleichmäßig ist. Mal ist die rechte, mal die linke länger, d. h. ihre hintersten Zellen reichen auf der einen Seite bis in die Mitte des Somits *u*, auf der anderen geht das Somit *u* ganz frei aus, und die Vagusplatte hört schon vorher auf. Bei manchen Embryonen findet man in so frühen Stadien sogar manchmal isolirt laterale Vaguszellen auf der Außenseite des Somits *v*, während auf der anderen Seite das Somit *u* nur am Anfangstheil derlei aufzuweisen hat.

Neben dieser Ungleichheit und damit in gewissem Zusammenhang steht noch eine andere Erscheinung. Diese äußersten Zellen der Vagusplatte der einen Seite, welche caudalwärts weiter hinabreichen, als die der anderen, finden sich meistens auch isolirt von dem davor liegenden Hauptttheil und werden durch einen seitlich vorragenden Theil der Cutislamelle des daneben liegenden Somits von dem Hauptttheil abgetrennt. Bekanntlich löst sich zu einem gewissen Zeitpunkt die Cutislamelle der einzelnen Somite auf; dies geschieht in der Weise, dass ihre einzelnen Zellen sich gegen das Ectoderm richten, plasmatische Fortsätze gegen dasselbe aussenden und allmählich aus dem epithelialen Verbande, in dem sie ursprünglich stehen, austreten und in unregelmäßiger Formation nach außen wandern — recht im Gegensatz zu der Differenzirung, welche auf der medialen, zu Muskelfasern sich umwandelnden Lamelle durchgeführt wird. Letztere verlängern sich in frontal-caudaler Richtung — erstere in quer darauf stehender seitlicher. Am frühesten und weitesten geht dieses Auswandern der Cutislamelle an den Occipitalsomiten vor sich, und oben, pag. 85, konnte ich bereits diesen Process von den Somiten andeuten, welche neben dem Glossopharyngeus liegen und seine Platte von dem Hauptttheil der Vagusplatte scheiden. Dabei scheint die obere caudale Ecke der Cutislamelle immer zuerst in diesen Process einzutreten.

Einen solchen Process zeigt nun der Befund des Embryos 103 auf der linken Seite. Die obere hintere Kante des Somits *u* hat bereits das Ectoderm erreicht, davor liegen neun bis zehn Zellen der Vagusplatte, außen begrenzt von dem aus cubischen Zellen zusammengesetzten, einschichtigen Ectoderm, innen begrenzt von der concaven Linie der Cutislamelle des Somits *u*, das sich einwärts wendet und dicht an das Somit *t* anschließt, mit dem es zu ver-

Digitized by Google

schmelzen scheint. Aber die Cutislamelle des Somits *t* macht es gerade wie die des Somits *u*; auch sie löst sich auf, und ihre hintere und obere Kante dringt gegen das Ectoderm vor, dadurch aber die Continuität der Vagusplatte, welche zwischen ihr und dem Ectoderm liegt, durchbrechend. So schneidet sie die hinterste Partie der Vagusplatte ab, und diese befindet sich nun in einem Raum, der auf der medialen Seite von den Cutislamellen *t* und *u*, lateral vom Ectoderm, frontal von den nach außen wachsenden Cutiszellen von *t*, caudal von den gleichfalls lateral gerichteten Zellen von *u* umgeben wird. Die Isolirung in dieser Umwandung erstreckt sich ventralwärts durch zwölf auf einander folgende je $7^1/_2\,\mu$ dicke Schnitte; erst auf dem dreizehnten Schnitte vereinigen sich die abgetrennten Zellen mit dem Rest der davor liegenden Vagusplatte. Auf der rechten Seite zeigt sich ein ähnliches Verhältnis, nur fängt es weniger dorsal an und reicht nicht durch eben so viel Schnitte in die Tiefe.

Besonders ausgeprägt finden sich ähnliche Verhältnisse bei dem Embryo XXXVIII 106, welcher 6 mm Länge besitzt. Auf der rechten Seite ist die Vagusplatte durch einen breiten mesodermalen Auswuchs, welcher aus Theilen der Cutislamelle von *u* und *t* besteht, unterbrochen, und der hinterste Zellstrang derselben auf 18 Schnitten von dem Haupttheil der Platte abgetrennt. Würde man nur die mittleren zehn bis zwölf dieser Schnitte ins Auge fassen, so würde man kaum auf den Gedanken kommen, einen Theil des Vagus vor sich zu haben; so fest umgrenzt zeigt sich dieser Zellstrang durch das ihn fast ganz umgebende Somit *u*, und so weit ist er abgetrennt von dem Haupttheil der Vagusplatte. Sonst bietet Embryo 106 nichts Bemerkenswerthes. An ihm ist keine Spur von Vagusspinalganglien und nur geringe Reste der Ganglien für *v*, *w*, *x* zu erkennen.

Embryo XXXVIII 101 zeigt rechts dieselbe Abtrennung des hintersten Zellstranges der Vagusplatte, aber in geringeren Dimensionen, als der vorige. Von Vagusspinalganglien ist keine Spur zu finden. Die Ganglien *v*, *w*, *x* sind schwach angedeutet.

Bei Embryo XXXVIII 104 von 6 mm Länge ist weder eine Spur von Vagusspinalganglien zu sehen, noch besteht eine Abtrennung des hinteren Zellstranges der Vagusplatte durch Cutiswucherung der Somite *t* und *u*.

Embryo XXXVIII 138 (Taf. 8 Fig. 4—6) von 6 mm Länge zeigt wiederum die netzartige Structur der Vagusplatte, sowohl für den

Digitized by Google

Glossopharyngeusabschnitt, wie auch für den eigentlichen Vagustheil. Auf beiden Seiten finden sich deutliche Reste der Vagusspinalganglien, links neben Myotom *u*, rechts neben *u* und *t*; links ist auch ein Rest des Ganglions *v* zu erkennen, das gerade von derjenigen Stelle der Ganglienleiste nach abwärts wächst, wo sie in die schräge Richtung der Commissur übergeht. Rechts ist das Ganglion für *v* bereits abgetrennt von der Ganglienleiste und mit zwei anderen dahinter liegenden durch eine Zellbrücke verbunden; diese drei Ganglienreste sind so vertheilt, dass neben *v* an seiner vorderen und hinteren Grenze je ein Ganglion liegt, während das dritte an der vorderen Partie von *w* sich findet.

Auf der linken Seite ist bei Embryo 138 der Zellstrang am hintersten Theil der Vagusplatte wieder sehr beträchtlich von dem Hauptttheil abgetrennt und so eng von Cutiszellen des Somits *u* umgeben, dass man Mühe hat, ihn an dieser Stelle aufzufinden. Die Trennung erstreckt sich durch zehn Schnitte. Rechts besteht nur auf wenigen, ventraler gelegenen Schnitten eine solche Abtrennung.

Bemerkenswerth für den Embryo 138 ist, dass die Zellen der Vagusplatte stärkere Ausbreitung der plasmatischen Theile aufweisen, so dass aus dem Nebeneinander ihrer Zellen einerseits die Netzstructur stärker hervorgeht, andererseits aber auch die einzelnen Zellen mehr Raum in Anspruch nehmen.

Diese Zunahme des Plasmas zeigt sich in noch stärkerem Maße bei dem Embryo 142 von $6^1/_2$ mm Länge, wo es besonders deutlich wird durch die Färbung mit Orange. Es macht sich der Unterschied in der Zusammensetzung der Vagusplatte aus einer medialen Lamelle und den mehr lateralen Abschnitten auch dadurch geltend, dass die Zunahme und Differenzirung des Plasmas früher und stärker in der ersteren, als bei den letzteren auftritt — auch bei dieser Differenzirung geht die Glossopharyngeusplatte der eigentlichen Vagusplatte etwas voran. Wenn ich von Differenzirung des Plasmas der Vagusplattenzellen spreche, so habe ich dabei jene als intracelluläre Ausscheidung gedeutete Bildung eines glänzenden centraleren Theils des Plasmas im Auge, die ich schon vor zehn Jahren in der 17. Studie als den Beginn des Achsencylinders resp. der eigentlichen Nervenfibrillen beschrieben habe, und die in allen Nervenzellen sowohl des peripherischen als auch des centralen Nervensystems vor sich zu gehen scheint.

Der Embryo XXXVIII 142 zeigt auf der linken Seite am

Digitized by Google

hinteren Theil der Glossopharyngeusplatte wiederum jenen nach hinten, innen und unten gerichteten Fortsatz, welchen ich schon von dem Embryo 137 erwähnte, auch findet sich auf $^1/_3$ Länge der eigentlichen Vagusplatte ein seitlich, nach dem Medullarrohr zu gerichteter Zapfen, über dessen Bedeutung Zweifel insofern bestehen können, ob man darin die Reste eines Ganglions oder das Rudiment von Zellen zur Bildung von Wurzelfasern erkennen will. Sehr viel weiter ventralwärts und dem Myotom *u* an seiner Berührungsstelle mit *t* angelagert trifft man auf ein kleines Zellklümpchen, dessen Componenten schon Zeichen von Histolyse zu erkennen geben: es ist aber ein deutliches Vagusspinalganglion. Auch Somit *v* hat ein Ganglienrudiment.

Auf der rechten Seite findet sich neben dem Somit *t*, aber dorsalwärts höher, als der Beginn der Muskelfaserbildung ein Ganglionrest; ein zweiter liegt neben den beginnenden Muskelfasern von Myotom *u*; die Somite *v* und *w* haben unterhalb der Ganglienleiste keine abwärts reichenden Spuren von Ganglien mehr aufzuweisen.

Embryo 122 (Länge 7 mm) weist die ersten Faserzüge auf, welche zwischen Medullarrohr und Glossopharyngeusplatte erscheinen. Eigentlich kann man noch nicht von Faserzügen sprechen, sondern nur von einigen Plasmabrücken zwischen beiden Organen, in denen jene Differenzirung eingetreten ist, welche den Anfang der Nervenfaserbildung darstellt. Ob dieser Anfang der Faserbildung von Medullarzellen oder von Zellen der Glossopharyngeusplatte ausgeht, und ob es sich um ein Aus- oder Einwachsen von Fasern handelt, soll weiter unten ausführlicher besprochen werden, hier möge zunächst betont werden, dass es sich um ein so oder so geartetes Verbinden des Plasmas resp. seiner Differenzirungsproducte der an einander gelagerten Nervenzellen beider Organe handelt. Denn um diese Zeit hat auch im Medullarrohr bereits die Differenzirung seiner Zellen in ähnlicher Weise begonnen, wie bei der Vagusplatte, und man erkennt besonders an den seitlichen und unteren Rändern die hellen, glänzenden Cylinder, welche theils der Länge nach, theils quer durchschnitten im orange-gefärbten Plasma und neben den hämalaunfarbigen Kernen in dem dichten Zellgewirr des Medullarrohres sich geltend machen.

Auf der medialen Seite der beiden Platten, und zwar an dem Zwischenstück zwischen Glossopharyngeus- und Vagusplatte, finden sich wiederum deutliche Zellwucherungen, welche sich als rudi-

Digitized by Google

mentäre Ganglienbildungen deuten lassen; ähnliche Wucherungen sind einige Schnitte tiefer an der eigentlichen Vagusplatte etwa auf der Querebene des Somits *s* oder *r* zu erkennen; dann folgen rechts drei von einander getrennte Ganglienklümpchen neben den Myotomen *t*, *u* und *v*, von denen das neben *u* das beträchtlichste ist. Auf der linken Seite findet sich nur ein ziemlich großes Ganglion neben *u*, das bereits deutliche Zeichen der Histolyse erkennen lässt. Mit den Ganglien *t*, *u* und *v* auf der rechten Seite verbinden sich ventrale Spinalnerven, von denen die für *t* und *u* sehr dünn sind, ersterer sogar nur aus einer Zelle besteht, welcher aber drei bis vier Medullarzellen vorausgegangen zu sein scheinen, die sich an das entsprechende Myotom angelagert haben (Taf. 9 Fig. 1). Links sind ventrale Wurzeln nur bis *v* wahrzunehmen.

An dem hintersten Stück der Vagusplatte macht sich zwar bei dem Embryo 122 keine Abspaltung eines ganzen Zellstranges bemerklich, wohl aber erkennt man ein anderes Phänomen: eine Ansammlung von in Auflösung begriffenen Zellen. Schon ziemlich nah der dorsalsten Partie der Vagusplatte findet man die Anzeichen der Histolyse innerhalb der hintersten Abschnitte, und diese Anzeichen bleiben sichtbar bis tief hinab ventralwärts. In den Zellen sammeln sich dunkel gefärbte Tröpfchen neben ganz blassen an, die Zelle verliert ihre Gestalt, wird ganz rund und umschließt mit einer Membran diese dunklen Tröpfchen; andere zeigen die Membran geplatzt und die Tröpfchen frei herum liegend, der Kern ist blass geworden und hat gleichfalls ein verändertes Aussehen. Solcher histolytischer Elemente giebt es auf jedem Schnitte bis zu einem Dutzend und mehr, aber nur in dem caudal gelegenen Theil der Vagusplatte außen von Somit *u* und *v*. Auch schon im gegenüber liegenden Ectoderm, an den Stellen, wo sonst ein Zuwachs der Vagusplatte erfolgt, sieht man solche in Auflösung begriffene Zellen. Ob es sich freilich wirklich nur um eine Histolyse handelt, oder ob damit noch andere Vorgänge verbunden sind, ob es sich dabei um die Hemmung eines Processes handelt, der früher einmal größere Dimensionen besaß und weiter caudalwärts Bildungen schaffen sollte, die bei den Selachiern früherer Perioden der Vagusplatte eine größere Ausdehnung nach hinten gewährt hatten, möge als Vermuthung hier ausgesprochen, aber einstweilen nicht weiter erörtert werden.

Embryo 124 von 7 mm Länge gleicht in allem Wesentlichen

Digitized by Google

dem vorigen. Die Glossopharyngeusplatte ist durch eine starke Cutiswucherung der Somite *v* und *u* von der Vagusplatte getrennt. Linkerseits findet man auf der Höhe des Somits *t* einen zapfenartigen Vorsprung an der medialen Lamelle der Vagusplatte, der sich aber ventralwärts auf mehreren Schnitten zu einem Ganglionrudiment auswächst, neben den beginnenden Muskelfasern des Myotoms liegt und den Beweis liefert, dass ähnliche Zapfen, selbst wenn sie keine abwärts wachsende Zellreste aufweisen, doch die ehemalige Ganglienbildung andeuten. Ein anderes Ganglienklümpchen liegt neben dem Somit *u* und steigt gerade von der Stelle der Ganglienleiste herab, welche als Commissur zur Vagusplatte schräg nach außen sich richtet. Für *v* und *w* besteht nur ein Ganglion auf der Grenzlinie beider Somite. Auf der rechten Seite giebt es nur ein ganz kleines Ganglienrudiment neben Somit *t*, ein anderes neben dem ventralen Nerv *v*; auffallender Weise sieht man einen letzten Rest eines ventralen Nerven für Myotom *s*, freilich nur eine Zelle breit — einen ähnlich schmalen Nerven sieht man ferner noch zwischen den ventralen Nerven für *v* und *w*, der aber mit dem für *w* an der Stelle der Vereinigung mit dem Myotom verschmilzt.

Für diesen Embryo 124 ist weiterhin bemerkenswerth, dass die linke Vagusplatte um ein gutes Stück weiter caudalwärts reicht, als die rechte, dass von beiden indess kein Faserstrang so abgetrennt wird, dass man ihn auf vielen Schnitten gesondert anträfe; sondern man sieht nur auf zwei oder drei Schnitten durch eine Wucherung von Cutiszellen die Continuität der Vagusplatte leicht durchbrochen. Histolytische Elemente finden sich gleichfalls wie bei dem vorigen Embryo am Hinterrande der Vagusplatte.

Ein weiterer 7 mm langer Embryo (126) zeigt, dass auch schon an der hintersten Circumferenz der Vagusplatte vereinzelte Faserbrücken zum Medullarrohre bestehen. In allem Übrigen stimmt derselbe mit den Vorgängern überein; rechts finden sich bei *s* und *t* kleine Reste von Vagusspinalganglien, links nur bei *u*.

Der Embryo 128, gleichfalls von 7 mm Länge, zeigt schon stärkere Zunahme der Faserverbindung zwischen Vagusplatte und Medullarrohr, zeichnet sich aber vor Allem durch die Zahl der Vagusspinalganglien der rechten Seite aus. Man findet dort Reste eines Glossopharyngeusspinalganglions und Wucherungen der medialen Lamelle auf der Querebene von Somit *s* und *r*, ferner ein deutliches Ganglion für *t*,



Digitized by Google

ein anderes für *u* und dahinter, von der Ganglienleiste dicht vor der Commissur ausgehend, eines für *v*, ein in zwei Theile gespaltenes für *w* und alle übrigen dahinter folgenden, so dass von der Glossopharyngeusplatte angefangen, alle Somite ihre Spinalganglienrudimente aufweisen. Auf der linken Seite existiren nur für *t*, *u*, *v*, *w* etc. Ganglienreste — eine Verdickung am vorderen medialen Rande der eigentlichen Vagusplatte deutet noch auf die Ganglionbildung hin. Die linke Vagusplatte reicht caudalwärts weiter als die rechte, zeigt in Folge dessen auch mehr histolytischen Zerfall als jene.

Als Contrast zu dem eben beschriebenen Embryo kann Nr. 140 dienen, welcher, eben so lang wie jener, nicht nur keine Spur irgend eines Vagusspinalganglions aufweist, sondern nicht einmal Ganglienreste für *v*, *w* und *x* producirt hat.

Ich könnte die Beschreibung der Embryonen aus diesem Stadium noch vermehren, aber es würde sich nur eine weitere Zahl von Varianten ergeben, aus denen nichts Neues zu lernen wäre.

Interesse aber bietet der Embryo 117 von 9 mm Länge. Auf der linken Seite sind sowohl an der Glossopharyngeusplatte wie an der vorderen Hälfte der eigentlichen Vagusplatte die deutlichen Spuren von vier Spinalganglien erhalten (Taf. 13 Fig. 1—3). Sie reichen zwar nur durch drei bis vier Schnitte von $7^1/_2$ $\mu$ hindurch, sind aber so bestimmt begrenzt, und ihre Zellen so wohl gebildet und erhalten, dass man keine Spur einer Auflösung daran wahrnimmt und sehr wohl hierin ein Vorstadium jener Embryonen erblicken kann, bei denen aus diesen Ganglienleistenzellen noch wirkliche Nerven hervorgehen, wie ich weiter unten (pag. 102) berichten werde. Der localen Disposition dieser vier Zellwucherungen zufolge würde es sich hier um Ganglien oder Myotomnerven aus der Ganglienleiste für die Somite *s*, *r*, *q* und *p* gehandelt haben. Auf der rechten Seite finden sich gleichfalls diese vier Ganglienreste, nur mit dem Unterschiede, dass die beiden mittleren zu einem breiteren Vorsprung zusammengeflossen sind. Am hinteren Theile der Vagusplatte sind keine Ganglien erhalten.

Außer den interessanten Resten der Vagusspinalganglien bietet dieser Embryo vortreffliche Gelegenheit, die weitere Differenzirung der Vagusplatte zu beobachten. Der Gegensatz der lateralen und medialen Elemente, aus denen die Platte besteht, macht sich stark

Digitized by Google

geltend und man erkennt, dass die auf pag. 95 beschriebenen Faseranfänge sich hauptsächlich in der medialen Platte weiter ausgebildet haben. Aus den Plasmabrücken, die zwischen Medullarrohr und Vagusplatte beschrieben wurden, haben sich jetzt Fasern gebildet. Der Fortgang dieses Processes bietet vieles Interessante dar. Prüft man die Schnitte, vom Rücken anfangend, so trifft man zunächst hinter der durchschnittenen Ohrblase die obersten Theile des Glossopharyngeus, welche eine dichte Masse Ganglienleistenzellen darstellen, in denen aber eine Differenzirung des Plasmas nicht besonders hervortritt. Erst nach dem fünften oder sechsten Schnitt sieht man langgezogene Plasmafasern aus dem Glossopharyngeus schräg nach vorn und in sehr spitzem Winkel zwischen Ohrblase und Medullarrohr in das letztere einmünden. Im Inneren dieser Fasern, die durch Orange stark goldgelb gefärbt sind, während die Kerne violette Hämalaunfärbung haben, erkennt man deutlich jenen hellglänzenden Cylinder, welcher der Länge nach in dem goldgelben Plasma gelagert ist. Diese Fasern dringen in den Rand des Medullarrohres ein, der gleichfalls solche goldgelben Fasern mit hellglänzenden Cylindern in ihrem Inneren aufweist. Hinter diesen nach vorn ziehenden Fasern sieht man vorspringende Zellkerne des Medullarrohres, die den Eindruck machen, als wollten sie in die Glossopharyngeusplatte einwandern, ja man sieht auf dem nächsten Schnitt deutlich, dass einige große und etwas hellere Medullarzellen bereits so gelagert sind, als seien sie aus dem Verbande des Medullarrohres ausgetreten und in den der Glossopharyngeusplatte übergegangen. Auf dem nächsten Schnitt sieht es umgekehrt wieder so aus, als drängten sich Zellen der letzteren an und in das Medullarrohr hinein, und gleichzeitig sieht man eine Anzahl von Plasmafasern mit dem hellen Centralcylinder von der einen in das andere übertreten. Von wo diese Fasern ihren Anfang nehmen, ist auf Horizontalschnitten nicht festzustellen, wir werden weiter unten bei der Prüfung von Querschnitten darüber Genaueres zu erfahren suchen. Jedenfalls schreitet die Faserbildung von dem Glossopharyngeus caudalwärts bis zum Ende der Vagusplatte fort, ja, die ganze Commissur zwischen der Vagusplatte und der eigentlichen Ganglienleiste wird von solchen Fasern in schräger Richtung durchzogen, und man sieht dieselben auf der Höhe der Querebene des Somits *w* in das Medullarrohr einlaufen oder aus ihm heraustreten. Auf den weiteren Schnitten, welche durch die ganze Vagusplatte gehen, sieht man nun diese goldgelben Fasern abwärts ziehen, aber zunächst



Digitized by Google

noch innerhalb der medialen Platte, was sich dadurch zu erkennen giebt, dass die Fasern meist am inneren Rande, viele freilich auch in der Mitte, aber nur wenige innerhalb der äußeren Zellschicht der Vagusplatte zu finden sind. Es folgen nun auf den Schnitten die Spinalganglienreste; sie bestehen aus faserlosen Zellwucherungen an der medialen Seite der Platten, ihr Plasma zeigt sich nicht gelb sondern violettgrau gefärbt. Auf der Höhe dieser Wucherungen löst sich die Glossopharyngeusplatte von der Vagusplatte ab, und Mesodermelemente der seitlich auswachsenden Cutislamellen der Somite *p—r* drängen sich zwischen beide. Auf den weiteren Schnitten wird der Umfang der Glossopharyngeusplatte zunächst beträchtlicher, weil der laterale, hauptsächlich aus noch faserlosen Zellen bestehende Theil zunimmt. Der mediale, faserreichere Abschnitt streckt sich mehr in die Länge, bleibt aber hauptsächlich auf die Innen- und Hinterseite des allmählich eine ovale Gestalt annehmenden Glossopharyngeus beschränkt. Weiter ventralwärts treffen die Schnitte auf die Einbuchtung der Kiemenspalten, und der laterale Theil der Platte verschmilzt mit den Ectodermzellen der Placoden, welche über den Kiemenspalten sich finden. Dieses Verschmelzen ist aber nur der Ausdruck des wohlbekannten Abstammungsverhältnisses, in dem die Zellen des Glossopharyngeus zu dieser Partie des Ectoderms stehen, welches noch fortgesetzt Zellen an den Nerven abgiebt. Ob diese Localität als branchiale Ursprungsquelle von einer dorsal gelegenen lateralen zu unterscheiden ist, lasse ich einstweilen dahingestellt sein — hier möge es genügen, auf ihr Dasein zu verweisen. In der That treten zunächst Ectodermzellen vom oberen Rande der Ectoderm-Einsenkung, die in die Kiemenspalte führt, in das Ganglion über; weiter ventralwärts aber geht der Wucherungsprocess auf den caudalen Rand der Kiemenspalte, resp. den frontalen des darauf folgenden Kiemenbogens über und steigt bis an des letzteren vorragende äußere Circumferenz herab. Die gelben Faserzüge aber bleiben zunächst ausschließlich auf der hinteren, inneren Seite des Gesammtnerven und finden sich in der Nachbarschaft der Zellen der Seitenplatte, welche als ovaler, quergelagerter Schlauch die Mitte des Kiemenbogens einnimmt und aus sich allmählich die Kiemenmuskeln hervorgehen lässt, zu denen die Nervenfasern später in Beziehung treten.

Wie die Glossopharyngeusplatte durch Cutis- und andere Mesodermelemente von der eigentlichen Vagusplatte abgegliedert wird, so schiebt sich nun auch Mesoderm zwischen das frontalste Stück

Digitized by Google

der letzteren und ihren weiter caudalwärts liegenden Rest und gliedert das erste Vagusganglion ab, welches seinerseits mit dem Placodenectoderm der ihm benachbarten Kiemenspalte in Verbindung steht und von demselben Zellmaterial in Empfang nimmt. So bleibt nun auf dieser Horizontalebene hinter der vierten Kiemenspalte (das Spritzloch als Kiemenspalte eingerechnet) der Rest der Vagusplatte liegen. Er besteht bei diesem Embryo aus einer dicken lateralen Masse und einer sehr dünnen medialen, an welcher man nur wenige Fasern bemerken kann, da dieselben theils an und für sich spärlicher werden, theils auch noch nicht so weit ventralwärts hinabreichen. Nur das letzte Stück der Platte, jener schon so oft erwähnte, durch Cutiselemente des Somits *u* oder *v* abgetrennte Zellstrang, welcher direct an dem Stück der Vagusplatte, das durch die Commissur mit der eigentlichen Ganglienleiste verbunden wird, ventralwärts wächst, — dieser Zellstrang zeigt eine Anzahl gelbgefärbter Fasern, die rings von Kernen umgeben sind. Sie scheinen etwas rascher zu wachsen, als diejenigen der unmittelbar davor liegenden Theile der Vagusplatte. Aber auch noch für die fünfte Kiemenspalte sondert sich ein Vagusganglion von der Platte ab und bleibt in Zellcontact mit seinem Kiemenspaltenectoderm, so dass schließlich bei diesem 9 mm messenden Embryo 117 die Vagusplatte als solche sich in eben so viel Abschnitte gliedert, als Kiemenspalten vorhanden oder angelegt sind. Da aber noch eine Kiemenspalte auf späteren Stadien zum Durchbruch gelangt, so sieht man auch auf den weiter ventralwärts gelegenen Schnitten eine neue, durch seitlich eindringendes Mesoderm vollzogene Absonderung eines Vagusganglions vor sich gehen und kann gleichzeitig constatiren, dass auch der Rest der Vagusplatte von Mesoderm gegliedert zu werden beginnt; zugleich aber sieht man auch an vielen Zellen histolytische Processe auftreten, welche auch hier vermuthen lassen, dass vielleicht einer ursprünglich stattgefunden habenden weiteren Differenzirung Einhalt geboten und eine rückläufige Bewegung eingeleitet wird. Über diese vermutheten weiteren Gliederungen des caudalen Endes der Vagusplatte und ihre Hemmung verschiebe ich aber weitere Erörterungen auf eine andere Gelegenheit: sei es genug, hier anzudeuten, dass noch die sechste Kiemenspalte sich anlegt, und dass auch hinter ihr das verdickte Ectoderm weitere Zellen an die auf einzelne Klümpchen reducirte Vagusplatte liefert.

Ehe ich nun mit der Erörterung weiterer Complicationen der eigentlichen Vagusplatte fortfahre, will ich hier darstellen, was in letzter

Digitized by Google

Instanz aus den Vagusspinalganglien wird, so weit meine bisherigen Erfahrungen gehen. In weitaus den meisten Fällen scheinen dieselben einfach einer Histolyse zu verfallen und zu Grunde zu gehen. Aber es finden sich in meiner Sammlung Embryonen, welche den Beweis liefern, dass das nicht immer der Fall ist, und dass wenigstens die vorderen, zwischen Glossopharyngeus und Vagus I beschriebenen Zellwucherungen der Vagusplatte eine weitere Entwicklung durchmachen können.

Ein Embryo von 16 mm Länge (XXXIII 4 u. 7, Taf. 8 Fig. 7 u. 8) zeigt auf beiden Seiten zwischen dem Glossopharyngeus und dem 1. Vagusast zwei merkwürdige Nerven, die ich anfänglich gar nicht begreifen und classificiren konnte. Ich sah mit größter Deutlichkeit diese zwei Nerven aus einer Ansammlung von Ganglienleistenzellen hervorwachsen, welche sich an dem Anfange der motorischen Fasern des 1. Vagusastes vorfanden. Diese Nerven schlagen nicht die Richtung der Glossopharyngeus- und Vagusfasern ein, welche schräg caudalwärts verlaufen, sondern sie steigen senkrecht hinab inmitten der zu Fascien- oder Sehnenbildung aufgelösten Elemente der Somite *s*, *r*, *q*, welche zwischen Glossopharyngeus und Vagusplatte sich finden — ja, der hintere der beiden Nerven, mitten in diesen Zellen angekommen, biegt in rundem Bogen um und verläuft noch innerhalb derselben eine Strecke caudalwärts (Taf. 8 Fig. 8 *d.sp.n.*), während der vordere eben so weit ventralwärts hinabwächst, wie der andere, dann aber plötzlich aufhört. Man sieht, dass beide Nerven, ganz wie normale Nerven, aus Fasern und dazwischen und darum befindlichen länglichen Kernen bestehen, dass es sich also keineswegs um pathologische oder monströse Bildungen handelt. So findet es sich auf der einen Seite auf dem Präparat 7, während sich auf der anderen Seite, Präparat 4 (Taf. 8 Fig. 7 *d.sp.n.*), nur ein Nerv findet, der gleichfalls aus einer Zellansammlung an dem unteren Basalrande des 1. Vaguswurzelstranges hervorgeht, wie der hintere der beiden auf der anderen Seite in die Mitte der aufgelösten Somite *r*, *s* hinabsteigt und darin caudalwärts umbiegt, aber gleich nach der Umbiegung ein Ende nimmt.

Einmal auf diese anomalen Nerven aufmerksam geworden, forschte ich weiter nach, ob ich sie auch an anderen Embryonen auffinden könnte, was auch durchaus gelang. So zeigt der Embryo

Digitized by Google

XXXIII 105, der 12 mm Länge misst und gleichfalls in Sagittalschnitte zerlegt ist, auf dem Präparat 106 auf vier Schnitten einen Nerven, der ebenfalls vom Basaltheil der Wurzel des 1. Vagusastes (Taf. 8 Fig. 9 *d.sp.n.*) abgeht, an dem eine deutliche Zellwucherung zu sehen ist. Der Nerv zeigt Faserbildung und endet wiederum in den aufgelösten Somitelementen von *s* oder *r*. Genau an derselben Stelle findet sich dieses Nervenrudiment auf dem Präparat 128 der *Torpedo*-Schnitte von PAUL MAYER, die mir zur Benutzung zu Gebot standen. Der Embryo ist 13 mm lang und sagittal geschnitten. Anfänglich steigt die Zellmasse kegelförmig ventralwärts hinab, dann verschmälert sie sich sehr, so dass der eigentliche Nerv nur aus einer Faser besteht (Taf. 8 Fig. 10 *d.sp.n.*), welche aber die Zellen des aufgelösten Somits durchsetzt und bis auf seine ventrale Grenze hinabreicht. Weiter lässt sie sich der blassen Färbung halber nicht verfolgen, sie scheint aber gleichfalls caudalwärts umzubiegen. Ganz ähnlich verläuft dasselbe Nervenrudiment auf der anderen Seite desselben Embryos, Präparat 130 (Taf. 8 Fig. 11 *d.sp.n.*). Bei einem 17 mm messenden Embryo aus der Sammlung P. MAYER's Nr. 131 sehe ich auf beiden Seiten innerhalb der aufgelösten, zu Fascien sich umgestaltenden Somite *r* und *q* sehr deutlich einen Nerven caudalwärts verlaufen, kann aber den Anfang desselben nicht feststellen. Es leidet keinen Zweifel, dass es einer der Vagusspinalnerven ist. Der Nerv zeigt sich auf Präparat 142 so breit und so scharf umrandet, seine Fasern sind so deutlich, und die langen Kerne der Zellen, aus denen er hervorgegangen ist, so klar und bestimmt, dass es sich hier schwerlich um eine bald zu Grunde gehende Bildung handeln dürfte. Es wäre also nicht unmöglich, dass auch noch bei älteren Embryonen oder gar bei Erwachsenen dieser Nerv sich fände.

Auf Taf. 8 Fig. 12 u. 13 bilde ich noch einige ähnliche Fälle anderer Embryonen ab: welcher Natur diese Nerven sind, wird sich indess erst feststellen lassen, wenn es gelingt, sie in höheren Entwicklungsstadien aufzufinden.

Ich kehre nun zur Darstellung der weiteren Differenzirung der eigentlichen Vagusplatte zurück und will versuchen, Einiges über die Bildungweise der motorischen Fasern mitzutheilen.

Die Frage, ob die Seitenhornfasern, also diejenigen, welche die Kiemenmuskulatur innerviren, vollständig in der Vagusplatte entstehen, oder ob sie aus dem Medullarrohre hervorgehen und in

Digitized by Google

die Vagusplatte übertreten, oder, drittens, ob sie vielleicht aus beiden Elementen sich zusammensetzen, veranlasste mich, auf das anfängliche Auftreten dieser Fasern im Medullarrohre mein Augenmerk zu richten und daher besonders Querschnitte zu untersuchen.

Bei *Torpedo* gehen bekanntlich aus den Seitenhornfasern auch diejenigen hervor, welche später als Nerven der electrischen Organe von dem Lobus electricus in bogenförmiger Krümmung bis auf die Höhe der Vagusplatte gelangen und dort in die letztere eintreten.

Auf dem Querschnitt von 4 mm langen Embryonen zeigt sich jede Hälfte des Medullarrohres gegen den Hohlraum des Centralcanals vorgewölbt und durch eine ziemlich tief greifende Furche in einen oberen größeren und einen unteren kleineren Abschnitt geschieden — der obere dazu bestimmt, die sensiblen und sensorischen Fasern aufzunehmen, der untere, die motorischen aus sich hervorgehen zu lassen. Gegen den Centralcanal gelagert, bilden cylindrische Zellen in dichter Gruppirung mit einer Menge von Mitosen, die nach dem Centralcanal zu liegen und gelegentlich sogar auch in den Centralcanal leicht vorspringen, den Zellbau des Medullarrohres; nach innen gegen das Mesoderm aber existirt ein Belag von Plasma, das den Eindruck macht, als seien in ihm alle Zellgrenzen aufgehoben; zugleich aber ist durch plasmatische Querfasern, die von den cylindrischen Zellen ausgehen, eine gewisse Gitterstructur gebildet, innerhalb deren die Plasmamassen sich gegenseitig berühren.

In diesen Plasmabezirken des Medullarrohres, die gegen das daneben liegende Mesoderm deutlich und ohne Unterbrechung abgegrenzt sind — nach His' Terminologie im Randschleier — finden sich rundliche oder kuglige Kerne, die durch ihre Gestalt und durch ihre blassere Farbe sich von den übrigen, cylindrischen und durch Körnerreichthum ausgezeichneten Medullarzellen unterscheiden. Diese Zellen können nur Abkömmlinge der cylindrischen Zellen oder aber Producte der eben erwähnten Mitosen sein.

Ähnliche rundliche blasse Zellen lernt man aber auch an den Placodenursprungsstellen und im Mutterboden des Lateralis kennen, ehe an beiden Stellen Nervenfasern auftreten, und auch bei den Placoden und beim Lateralis treten diese rundlichen, blasseren Kerne in einer vorher in die Erscheinung getretenen, größeren Plasmamasse auf. Das Plasma dieser beiden Localitäten, eben so wie das

Digitized by Google

des Randschleiers des Medullarrohres, macht aber bei genauerem Hinsehen den Eindruck, als sei es in einer gewissen Bewegung, Strömung gewesen, ehe es durch die Conservirung fixirt ward. Es wechseln dunklere mit helleren Stellen ab, und es gewinnt den Anschein, dass um die einzelnen Kerne das Plasma sich auszieht und zuspitzt. Im Medullarrohr ist dieser Eindruck besonders stark an der unteren, kleineren, motorischen Hälfte, und hier ist es auch, wo die meisten blassen rundlichen Kerne zum Vorschein kommen. Bei glücklich geführten Schnitten sieht man, dass diese rundlichen Kerne auch inmitten der cylindrischen Zellen zu finden sind, woraus zu folgen scheint, dass sie von dort ausgehen und mitsammt dem ihnen gehörigen Plasma an den Rand wandern. Aber eine Anzahl solcher blasser Kerne sind auch am Rande der oberen größeren Hälfte des Medullarrohrs zu erkennen.

Dieses Auftreten größerer Plasmabezirke und der in ihnen befindlichen blassen, rundlichen Kerne scheint die erste Differenzirung zu sein, die sich im Medullarrohr geltend macht — sie ist wohl als Vorbedingung der Bildung der eigentlichen Fasern und somit auch der sog. weißen Substanz anzusehen. In dem eben beschriebenen Stadium des Medullarrohres ist noch keine jener hellglänzenden Fasern zu erkennen, die später so leicht zu sehen sind. Der ganze Randschleier, in dem sie später auftreten werden, hat noch die grauröthliche Färbung, die ihm das Carmin verleiht — während die eigentliche Faserbildung durch Carmin nicht tingirt wird.

Es macht sich nun aber hier und da in dem Plasma und auch an der Gestalt der Kerne eine Änderung der Richtung bemerklich. Eine Anzahl der Kerne — auch der cylindrischen — erscheint in einer leichten Krümmung, und zwar dorsal nach oben gerichtet, so dass es fast aussieht, als würde ein Zug auf den motorischen Theil des Medullarrohres oder wenigstens eines Theils seiner Componenten ausgeübt. Das Plasma der einzelnen Zellen erscheint manchmal lang ausgezogen mit dorsalwärts gerichteter Spitze, die Kerne verlängern und krümmen sich, und hier und da liegt einer in durchaus gegensätzlicher Richtung gegen die große Mehrzahl der Medullarkerne.

Bei Embryonen von 7—8 mm Länge kann man nun diesen Process weiter fortschreiten sehen. Einestheils vermehren sich die blassen Kerne der motorischen unteren, resp. vorderen Hälfte des Medullarrohrs, und der Contour desselben springt in Folge dessen immer convexer gegen den Centralcanal vor; anderntheils drängen

Digitized by Google

die neu gebildeten die bereits bestehenden Kerne weiter in den Randschleier hinaus, wo sie sich krümmen und mit ihrem Plasma in lang ausgezogene, von unten nach oben verlaufende Bahnen gerathen. Auf vielen Schnitten sieht man dann ganze Nester von blassen rundlichen Kernen in den Vorderhörnern: die innersten und untersten rund oder kugelig, die weiter nach oben vorgeschobenen bereits etwas zugespitzt, die am meisten dorsal gewanderten in die Länge gezogen. Und eben so ist das sie umgebende Plasma geformt, so dass man die mit Carmin grau-röthlich gefärbte Masse nach oben gerichtet und lang ausgezogen, fast zugespitzt verlaufen sieht.

Bald darauf sieht man in diesen Plasmagebilden auch die eigentliche Faserbildung ihren Anfang nehmen, und zwar *scheint* sie in derselben Weise vor sich zu gehen, wie bei den peripherischen Nerven. In den spindelförmigen Plasmagebilden sondert sich ein heller glänzender Centraltheil ab und durchzieht, so weit man das überhaupt feststellen kann, der ganzen Länge nach die einzelnen Zellen, die nun auch gleichzeitig immer weiter dorsalwärts im Randschleier vorrücken und bis auf die Höhe der dem Medullarrohr anliegenden dorsalsten Theile der Vagusplatte gelangen.

Es ist sehr schwierig, diese Processe genau zu beobachten und zu analysiren, da man niemals eine einzelne Medullarzelle in ihren selbständigen Evolutionen beobachten kann. Wenn ich mir aber viele Bilder des Gesammtprocesses vergegenwärtige und den Versuch mache, diesen Process in die gesonderte Thätigkeit aller mitwirkenden Zellen zu zergliedern, so glaube ich annehmen zu dürfen, dass zuerst eine Vermehrung der Zellen eintritt, darauf aber eine Anzahl dieser Zellen in den Randschleier wandert, wobei ihr Plasma zunimmt und seine äußere Gestalt verändert, indem es sich lang auszieht — ob nur in *einer* Richtung oder in beiden, weiß ich nicht zu sagen. Die meisten der Zellen, die sich so umgestalten, liegen dicht bei einander — ob dabei das Plasma derselben verschmilzt, ob es getrennt bleibt, ja, ob überhaupt *ihr* Plasma sich zu Fasern umwandelt oder ob das Plasma gewöhnlicher, cylindrischer Medullarzellen diese Evolution vornimmt, und jene größeren, blassen, kugeligen Zellen nur dazwischen liegen und erst nachträglich mit den auswachsenden Fasern in Zusammenhang treten — das bleibt zweifelhaft und lässt sich durch die Untersuchung der einfach in Sublimat erhärteten und mit Carmin gefärbten Schnitte schwerlich eruiren. Die einzelne Zelle *erscheint* mir wie eine lange pfriem-

Digitized by Google

förmige Nadel, deren Knopf der Kern ist; die Nadelspitze sucht sich ihren weiter wachsenden Weg im Randschleier und drängt dabei alle anderen hier vorhandenen Elemente bei Seite; es kann aber auch sein, dass diese blassen Kerne und ihr Plasmabezirk erst später in den Verband der Fasern aufgenommen werden und dann als ihr Ursprung erscheinen, es aber nicht sind. In späteren Stadien sieht man oft genug Fasern von dem inneren Rande des Medullarrohres aus gewöhnlichen cylindrischen Zellen hervorgehen und sich unter die großen blassen Zellen mischen — ob sie damit sich verbinden, ob sie nur durch sie hindurchtreten, bleibe hier dahingestellt. Was für Elemente es sind, die aus einander gedrängt werden, bleibt auch fraglich, da sich im Querschnitt nur die cylindrischen, in dichten Massen neben einander liegenden Medullarzellen vorfinden. Ob innerhalb dieser Masse bereits irgend welche Differenzirung und gewebliche Formation eingesetzt hat, lasse ich wiederum dahingestellt — sollte es sich dabei um sog. Gerüstfasern handeln, so könnten sie keinenfalls bereits feste und starre Form angenommen haben, weil es sonst schwer zu begreifen wäre, wie es beträchtlich später bei dem massenhaften Eindringen der sensiblen Wurzelfasern (vgl. pag. 131), zu einem totalen Wegdrängen dieser Stützfasern und der Medullarzellen kommen könnte. Wenn aber auf der dorsalen sensiblen Sphäre eine Constitution von derlei Gerüstfasern (Spongioblasten) noch nicht Platz gegriffen hat, so meine ich keinen Grund zu haben, sie auf der ventralen motorischen Hälfte der Medullarplatten annehmen zu sollen. Ob und wie fest die Begrenzung ist, welche die Medullarplatten gegen das Mesoderm besitzen, wage ich nicht zu sagen: das Ein- und Austreten von Medullarzellen und Fasern, das noch spätere Eindringen von Blutgefäßen und anderen Mesodermelementen lässt es zweifelhaft erscheinen, ob überhaupt eine feste Begrenzung in so frühen Embryonalzeiten angenommen werden dürfe. Andererseits muss es wieder auffallen, dass bei den mannigfachen inneren Umgestaltungen im Medullarrohr der äußere Contour, welcher dasselbe gegen das umgebende Mesoderm abschließt, nicht durchbrochen wird; ganz besonders könnten das die hier behandelten Seitenhornfasern leisten, da sie genau an derselben Stelle entstehen, wie die Vorderhornfasern, welche sammt einem Theile ihrer sie herstellenden Medullarzellen aus dem Verbande des Medullarrohres hervorquellen und sich ihren Weg durch das Mesoderm bahnen, um an ihren oft weit entfernten Bestimmungsort zu gelangen — wie z. B. die des N. abducens und des N. oculomotorius. Die Seiten-

Digitized by Google

hornfasern aber verlaufen innerhalb des Medullarrohres, bahnen sich den Weg durch das Plasma und die Kerne der Medullarzellen, so viele ihrer sich ihnen in den Weg stellen, und treten erst an der Stelle aus dem Medullarrohre hervor, wo die anliegenden Vagus-Glossopharyngeusplatten (oder am Vorderkopf die Facialis-Trigeminusplatten) dem Medullarrohre sich anlegen. Wenn es also für Viele als theoretisch schwer verständlich gilt, wie Nervenfasern ihren Weg zu entfernteren Endorganen (Muskeln) durch dazwischen liegendes Mesoderm finden können, so ist dieselbe Schwierigkeit auch für die Seitenhornfasern gegeben, die doch in fast allen Fällen einen noch weiteren Weg zu ihrem Endorgane zu suchen haben, als die ventralen Vorderhornnerven. Da ich aber im weiteren Verlaufe dieser Studie auf die principielle Frage des Auswachsens der Nervenfasern einzugehen haben werde, so will ich hier nur darauf hinweisen, dass die Seitenhornfasern eine wesentlich schwierigere Aufgabe zu lösen haben, als ihre ventralen Vorderhorncollegen — damit aber offenbar eben so leicht fertig werden, wie diese.

Bei etwas älteren Embryonen von 10 und 12 mm Länge nimmt das Quantum der blassen kugligen Zellen fortdauernd zu, und eben so die Zahl der Fasern, welche theils von ihnen aus-, theils um sie herum zu gehen scheinen. Denn die Bilder der Schnitte erwecken immer die Vorstellung, dass die Fasern nicht nur von solchen ausgewanderten blassen Zellen, sondern auch von den hinter und über ihnen liegenden, noch cylinderförmigen Medullarzellen geliefert werden, so dass eben der ganze untere resp. vordere Abschnitt jeder Medullarplatte an der Production dieser Seitenhornfasern betheiligt erscheint. Auch ist es wohl bemerkenswerth, dass diese aufsteigenden Fasern im Innern des Medullarrohres convergirend zu den Stellen verlaufen, wo sie als zusammengefasste Bündel aus- und in den Verband der Vagusplatte übertreten, um sich in ihr wieder mehr zu zerstreuen. Vielleicht ist es wichtig, hervorzuheben, dass, dem Augenschein nach zu urtheilen, sowohl die im Medullarrohr convergirenden, als die in der medialen Lamelle der Vagusplatte divergirenden Fasern wesentlich zahlreicher zu sein scheinen, als das Bündel von motorischen Fasern, das jeweils die Verbindung zwischen beiden Localitäten herstellt. Immerhin bleiben im Vorderhorn an diesen Localitäten noch Zellen übrig, welche gleichzeitig das Material für die Bildung der Abducensfasern hergeben; bei Embryonen von 9—10 mm Länge kann man mitten zwischen den Nestern der Seitenhornwurzelzellen und -fasern rundliche Zellen

Digitized by Google

beobachten, deren Plasma sich an den unteren Seitenrand des Medullarrohres begiebt und hier aus dem Verband der Medullarplatte hervortritt. Eine beträchtliche Zahl solcher Ausflüsse von Zellen, Kernen sowohl wie Plasma, finden sich inmitten der Bezirke der Zellennester, aus welchen die Seitenhornfasern für den Facialis nach vorn und für den Glossopharyngeus nach hinten hervorgehen. Wer sich also darüber wundern will, dass frei auswachsende Nervenfasern ihren Weg zu den ihnen bestimmten Muskelfasern finden, der könnte sich mindestens eben so sehr darüber wundern, dass aus derselben Localität Nervenfasern in zwei verschiedenen Richtungen ihren Weg nehmen, ohne dass es dabei zur Verwechslung der einen mit den andern kommt.

Nach dieser Erörterung der auf die Bildung der Seitenhornfasern bezüglichen Zustände im Innern des Medullarrohres wende ich mich wiederum zur Betrachtung der Vorgänge, welche die laterale Lamelle der Vagusplatte im weiteren Verlauf der Entwicklung durchmacht.

Vorerst möchte ich betonen, den Ausdruck »laterale« Lamelle der Vagusplatte nicht so zu verstehen, als bestünde diese Lamelle von Anfang an aus Elementen, die dem Ursprungsort des Nervus lateralis, d. h. also den mit dem Ausdruck Placoden bezeichneten Bildungen, angehörten; das wäre ein essentieller Irrthum. Bis zu Stadien von 4, 5 und 6 mm Länge sind die Zellen auch der lateralen Lamelle der Vagusplatte fast ausschließlich Producte der eigentlichen Ganglien- oder Neuralleiste des Kopfes und wachsen auf der Außenseite der Somite, dem Ectoderm dicht angelagert, ventralwärts bis beinahe an die Bauchfläche hinab, ohne anders als nur sporadisch einzelne Ectodermzellen lateraler Provenienz in sich aufzunehmen. Ob und wie viel von den Zellen der lateralen Lamelle in diesen frühen Stadien an der Faserbildung der motorischen Nerven der Vagusplatte Theil nehmen, ist schwer zu entscheiden, die Möglichkeit aber um so weniger in Abrede zu stellen, als auch die distalen Theile der abwärts wachsenden Partien innerhalb der späteren Visceralbogen sehr wohl Ausläufer beider Lamellen sein können. Überhaupt darf man sich diese Lamellen nicht geschieden denken, wie etwa die mediale und laterale Lamelle der Somite, deren eine Muskeln, die andere Cutis producirt. Aber sobald in späteren Stadien eine beträchtliche Wucherung von Placodenzellen geschieht, kann man ziemlich deutlich laterale und mediale Lamelle der Vagusplatte bezeichnen und die Producte unterscheiden, welche aus jeder von beiden hervorgehen.

Digitized by Google

Dieser ectodermale Zufluss zur Ganglien- und Nervenbildung durch die Placoden, den bereits SEMPER, GOETTE und BEARD behauptet, und über welchen ich, meinen früheren irrthümlichen Widerspruch aufgebend, genauere Angaben in der 17. Studie gemacht habe, geschieht durchaus nicht auf einmal und an scharf umschriebener Stelle, vielmehr beginnt er am Vorderkopf und schreitet caudalwärts zunächst bis zum Ende des Kiemenapparates, dann aber in der sog. Seitenlinie bis zum Ende des Körpers fort. Am Vorderkopf, der uns hier indess zunächst nichts angeht, und besonders an der Ohreinstülpung macht sich dieser Process sehr frühzeitig bemerklich, dann schreitet er langsam weiter, zunächst oberhalb der späteren Kiemenöffnungen, nachher auch ventralwärts hinter den Kiemenspalten.

Diese Wucherungen kann man deutlich in den verdickten Ectodermpartien vor sich gehen sehen. Das sonst einschichtige Ectoderm, dessen Zellen neben und hinter einander liegen und seitlich abgeplattet sind, ist in der Nachbarschaft der Vagusplatte mehrschichtig, und seine Zellen sind dort mit ihrer Längsachse senkrecht gegen die Längsachse des Körpers gerichtet. Sie schieben sich durch einander, und an verschiedenen Stellen treten einzelne Zellen in kugliger Gestalt oder ganze Klümpchen von Zellen auf einmal aus dem Ectoderm heraus und in den Verband der Vagusplatte hinüber. Vielfache Plasmabrücken zwischen Vagusplatte und Ectoderm deuten auf die eben vollzogene Auswanderung von Zellen aus dem letzteren in die erstere, und flache oder spitze Vorwölbungen des Ectoderms nach innen bedeuten, dass eine Auswanderung bevorsteht.

Durch die ununterbrochene Einwanderung solcher ectodermalen Elemente wächst der Umfang der Vagusplatte mehr und mehr an, und da sich diese Elemente von außen, d. h. vom Ectoderm her auf die Platte auflagern resp. sich ihr einfügen, so wird die laterale Lamelle allmählich sehr viel stärker, als die mediale, welche sich schon durch ihre weiter fortgeschrittene Faserbildung von der lateralen unterscheidet, so dass sich eine Art von Gegensatz zwischen beiden herausstellt, der sich auch in ihren weiteren Schicksalen geltend macht. Die mediale Lamelle scheint vorwiegend, wenn nicht ausschließlich den motorischen Theilen des Vagus Zellmaterial zu liefern, die laterale aber producirt die sensibeln Fasern und damit auch das Material zu den einzelnen Ganglien, welche sich, wie bereits oben geschildert ist, aus der Gesammtmasse der aus Ganglienleiste und Placoden ge-

Digitized by Google

bildeten Vagusplatte differenziren und je einen Abschnitt der Zellen und Fasern der medialen Lamelle mit sich führen.

Man könnte glauben, dass das gesammte Zellmaterial dieser eigentlichen Vagusganglien und ihrer centralen wie peripherischen sensiblen Nervenstränge aus den später zugetretenen Zellen der Placoden hervorgehe, und mit GORONOWITSCH bezweifeln, ob sich an ihrer Bildung auch Elemente der lateralen Lamelle des ursprünglichen, aus der eigentlichen Neuralleiste herstammenden Theils der Vagusplatte betheiligen. Ich halte es dagegen für mehr als wahrscheinlich, dass sich die ursprünglichen Ganglienleistenzellen der lateralen Lamelle an der Bildung der sensiblen Wurzelfasern in großem Umfange betheiligen, und führe zu Gunsten dieser Auffassung an, dass die dorsalsten Zellen der Vagusplatte, welche eine ziemlich compacte Masse bilden, sicherlich zu solchen Wurzelfasern auswachsen, und dass aus ihnen die Wurzel des Lateralis hervorgeht, wie wir später bei Darstellung der Entwickelungszustände von *Mustelus* im Detail erfahren werden.

Wenn die Zunahme der Vagusplatte und ihrer einzelnen Ganglien durch Prolification der Placodenzellen einen gewissen Umfang erreicht hat, so macht sich ein neuer Process bemerklich, auf dessen Bedeutung und einzelne Phasen ich jetzt hinweisen möchte. Dieser Process besteht darin, dass die Placodenzellen nicht mehr in die Vagusplatte oder ihre Derivate gelangen, sondern in dem Ectoderm oder demselben dicht angelagert bleiben und in dieser Situation den weiteren Differenzirungsprocess zu Nervenzellen und Nervenfasern durchmachen. Und während bei allen übrigen Differenzirungsprocessen der Vagusplatte die frontalwärts liegenden Theile immer einen Vorsprung haben, setzt dieser neue Process zuerst an den hinten liegenden Abschnitten, also dem noch nicht zu discreten Ganglien gesonderten Plattentheil ein. Das Essentielle dieser Bildung ist, dass sich innere Zellen des Ectoderms von ihrer Umgebung so weit sondern, dass ihr Plasma frei den Kern umgiebt, und statt wie die übrigen Ectodermzellen sich senkrecht auf die Längsachse zu richten, vielmehr mit ihr parallel laufen. Viele dieser Zellen treten bei dieser Umlagerung etwas aus dem Ectoderm hervor, andere verlassen es ganz und gar und bilden eine Brücke zu der Vagusplatte, die sich gleichfalls allmählich der Faserbildung anschließt, wodurch Faserzusammenhang zwischen den Zellen der Vagusplatte und diesen sich ähnlich umgestaltenden Fasern im Verband des Ectoderms ent-

Digitized by Google

steht. Während aber die Fasern in der Vagusplatte schräg von oben nach unten ziehen, laufen die Fasern im Ectoderm von vorn nach hinten und stehen nur an ihrem Anfang in Contact oder Zusammenhang mit jenen.

Die ersten Spuren dieses Processes trifft man bei Embryonen von 10—11 mm Länge. Es zeigt sich da der Anfang von Umlagerung einzelner Zellen innerhalb des Verbandes des Ectoderms. Sie treten hier und da etwas nach innen vor, so dass der Kern und ein Theil des Plasmas frei liegen, während beide Enden des Plasmas innerhalb des Ectoderms verbleiben. Auch sieht man derlei Zellen bereits mit dem charakteristischen hellen Cylinder versehen, welcher durch die darüber oder darunter liegenden und quer dazu gerichteten Ectodermzellen sichtbar wird. Anfänglich treten diese Umgestaltungen des Ectoderms nur neben dem hinteren Stück der Vagusplatte auf, allmählich aber greift der Process weiter um sich und rückt sowohl dorsalwärts als auch ventralwärts weiter, d. h. es treten mehr Ectodermzellen in Fasercontact unter einander und mit der Vagusplatte.

Um den Gang dieser Umbildungen zu veranschaulichen, empfiehlt es sich, den Zustand eines Embryos von 13 mm Länge (XXXVIII 131) näher zu beschreiben und dabei die gesammte Vagusplatte zu berücksichtigen.

Der dorsal höchste Theil der Platte ist die Kuppe des Glossopharyngeus. Die beiden ersten Schnitte gehen nur durch Ganglienleistenzellen, ohne Fasern zu treffen, der dritte trifft bereits am Vordertheil der Platte feine Fasern, welche etwas frontalwärts, dann aber Fasern, welche, quer gegen die Längsachse des Körpers gerichtet, zwischen Medullarrohr und Vagusplatte verlaufen: die vorderen scheinen die ersten Andeutungen der sensiblen, die anderen motorische Fasern zu sein. Auf dem nächsten Schnitt nimmt die Zahl der Faserbündel sehr zu, und eben so der Umfang der einzelnen Bündel. Aus der Glossopharyngeusplatte dringen die Fasern nur zum Theil in querer Richtung, die vorderen Bündel schräg und schräger, das vorderste sogar in sehr spitzem Winkel in das Medullarrohr ein. Wir werden später sehen, dass dieses vorderste Bündel eine besondere Bedeutung als Wurzelfasern der sogenannten dorsalen Äste und des gesammten Lateralis besitzt. Umgekehrt ist es am hinteren Ende der Vagusplatte, wo die letzten Fasern, welche sich zur Vagusplatte begeben, auf der Querebene des Somits $x$ aus dem Medullarrohr hervortreten und an dem rudimentären Ganglion dieses Somits vorbeilaufen. Der Austrittswinkel dieser Fasern, die den späteren Accessorius darstellen, ist eben

Digitized by Google

so spitz, wie der Einfallswinkel der vordersten Glossopharyngeusfasern.

In den nächsten Schnitten trifft die Schnittebene die Fasern bereits in schräger Richtung, da sie in der Vagusplatte ventralwärts umbiegen. Vorn ist die Masse der Ganglienleistenzellen noch sehr beträchtlich, nimmt aber caudalwärts allmählich ab, so dass die hintere Hälfte sehr viel schmaler erscheint. Auf einem solchen Schnitte kann man etwa 30 mehr oder weniger compacte Faserbündel zählen, welche von dunkel gefärbten Kernen umgeben und durch sie von einander getrennt sind. Einen Schnitt weiter ventralwärts erscheinen sämmtliche Fasern bereits quer durchschnitten, die ganze Vagusplatte wird schmaler, da die Ganglienleistenzellen der vorderen Hälfte fast ganz verschwinden, die Placodenelemente aber noch nicht so weit dorsal vorgedrungen sind. Die nächsten Schnitte bringen nur den Anfang der sensibeln Faserbildung der Placoden, die, schräg gerichtet, von der Seite, von hinten und von unten kommend sich der medialen Lamelle mit ihren motorischen Fasern außen anschmiegt. Dass bei dieser Faserbildung Ganglienleistenzellen betheiligt sind, ist wie oben gesagt, höchst wahrscheinlich, eben so, dass die nun folgende beträchtliche Masse der dicht gedrängten, in derselben schrägen Richtung gelagerten Zellen, welche den Körper der eigentlichen Vagusganglien bilden, nicht von den Ganglienleisten sondern ausschließlich von den Placoden herstammt. Die Richtung der sensiblen Fasern ist übrigens nicht parallel sondern von hinten nach vorn etwas convergirend, so dass die vorderen Fasern in einem weniger spitzen Winkel an die mediale Lamelle herantreten, als die hinteren — ein Verhältnis, das später noch prägnanter wird.

Schon ehe die Zellmasse der Vagusganglien unmittelbar das Ectoderm berührt, was erst auf einigen Schnitten weiter ventralwärts geschieht, sieht man am Ectoderm die Anzeichen jenes Differenzirungsprocesses, der vorher in seinen Anfängen erwähnt ward. An einzelnen Stellen springen Zellen, an anderen Faserstücke vor — erstere sind rundlich im Gegensatz zu den länglich zugespitzten Zellen der eigentlichen Ganglien, die Fasern aber laufen auf dem inneren Rande des Ectoderms, theils zwischen seinen Zellen, theils etwas nach innen vorragend. Man sieht in den Fasern deutlich den hellglänzenden Cylinder. Neben den vorspringenden Zellen finden sich auch solche, die in jenem sonderbaren Zustand begriffen sind, den ich nicht recht zu deuten weiß und als histolytische Vorgänge



Digitized by Google

darstellend beschrieben habe. Auf dem nächsten Schnitt kann man erkennen, dass einige Zellen und Fasern aus dem Ectoderm ausgetreten sind und sich direct den Zellen der Vagusganglien anschmiegen, also Querbrücken zwischen den Ganglien und dem Ectoderm herstellen. Gleichzeitig geht der Faserbildungsprocess im Ectoderm weiter und greift caudalwärts sogar über den Bereich der Vagusganglien hinaus. Es treten immer mehr Zellen aus dem Ectoderm heraus und an die Ganglien heran — aber dennoch ist es keine compacte Verbindung, die zwischen beiden besteht, vielmehr sieht man Lücken mit Bindegewebszellen ausgefüllt und sogar Gefäße zwischen ihnen. Die Hauptmasse der Zellen zwischen Ganglien und Ectoderm ist längsgerichtet, doch bestehen überall auch Querbrücken, so dass man den Gesammteindruck eines Netzwerkes mit wenigen und kleinen Maschen erhält. Histolytische Elemente sind zahlreich zu erkennen. Je weiter ventralwärts die Schnitte vordringen, um so dicker wird die Vagusplatte, was ausschließlich durch die sensible Zellmasse bewirkt wird, da die mediale motorische Lamelle genau so breit bleibt, wie sie vorher war, und keinen Faserzuwachs erfährt. Die Ganglienmasse dehnt sich auch weiter nach hinten aus.

Die Fasermasse der Placoden tritt jetzt vorn allmählich aus dem Verbande des Ectoderms heraus, wenn man weiter ventral gelegene Schnitte ins Auge fasst; man erkennt dann, dass diese Fasern an ihrem vorderen Ende vielfach in die Ganglienmasse umbiegen. Gleichzeitig freilich nehmen sie auch an Zahl zu, da immer neue Bezirke des Ectoderms dieselbe Differenzirung durchmachen, Zellen abgeben, Fasern herstellen und auch histolytische Elemente abstoßen. Oft lösen sich ganze Klümpchen Ectodermzellen aus dem Verbande desselben heraus und fügen sich dem nach hinten wachsenden Faserzuge an; es muss indess betont werden, dass nirgends eine einzelne Faser oder gar ein Bündel von Fasern gleichmäßig caudalwärts vordringend unterschieden werden kann. Dagegen sieht man, wie diese abbröckelnden Partien des Ectoderms oft Querbrücken zu den Ganglien bilden, und wie gleichzeitig ihre vorderen und hinteren Faseranfänge im Ectoderm stecken bleiben.

Die charakteristische Verdickung des Ectoderms, welche jeder Nervenzell- und Faserbildung vorausgeht, schreitet derweil caudalwärts hinter der Kiemenregion weiter fort und ist bereits auf die Höhe der Somite $x$ und $y$ gelangt. Etwas langsamer folgt die Auflösung des epithelialen Zellverbandes dieser verdickten Partie durch

Digitized by Google

Auflockerung der mehr nach innen liegenden Zellen als Vorstadium zur Faserbildung. Je weiter ventralwärts, um so kleiner wird nun die Vagusplatte, da sich ihre einzelnen Ganglien isoliren. Der übrig bleibende Theil behält aber die Beziehungen zum Ectoderm unverändert bei, und noch von dem letzten und hintersten Theil der Vagusplatte gehen Fasern in das Ectoderm oder aus dem Ectoderm in die Platte und setzen die Bildungen fort, die hier beschrieben wurden.

Wie diese Bildungen caudalwärts fortschreiten und aus sich den N. lateralis erzeugen, so entstehen aus den Ectodermabschnitten, aus denen die Ganglien des vorderen Theils der Vagusplatte und des Glossopharyngeus hervorgegangen sind, Formationen, welche auf die gleiche Weise aus dem Ectoderm sich differenziren und zu den Schleimcanalnerven sich ausbilden, welche hinter dem Ohre sich ausbreiten. habe in der früheren 17. Studie »Nervenfaser und Ganglienze Ästen des Facialis den Process, welcher die Bildung solcher schen Nerven zum Resultat hat, sehr eingehend beschrieben und ka. die damals gemachten Angaben heute durchaus bestätigen, wie die folgende 20. Studie darlegen wird. An dieser Stelle gedenke ich nicht weiter darauf einzugehen, will aber die Bildung des N. lateralis im nächsten Abschnitt eingehender besprechen und wende mich desshalb zu der Darstellung der

## B. Entwicklungsphasen der Vagusplatte bei *Mustelus vulgaris*.

Bei *Mustelus*-Embryonen wird keine Spur von Überresten von Vagusspinalganglien mehr gefunden, auch habe ich nirgends eine so bestimmte Abtrennung der hintersten Partie der Vagusplatte und der aus ihr hervorgehenden Nervenfasern gesehen, wie sie bei *Torpedo ocellata* fast Regel ist und auf pag. 92 beschrieben, auf Taf. 8 Fig. 4—6 abgebildet ward. Dafür aber zeigen sich sehr lehrreiche Varianten in der Ausbildung der lateralen Vagusganglien und ein sehr prononcirtes autochthones Wachsthum des Lateralis selbst innerhalb der ectodermalen Verdickung der Seitenliniengegend.

Die Beschreibung der wesentlichen Processe beginne ich mit einem Stadium von 9 mm Länge, Embryo XXVII 348. Bei diesem Embryo ist die Glossopharyngeus-Vagusplatte an ihrer dorsalsten Partie dem Medullarrohr dicht angelagert, es bestehen aber keine



Digitized by Google

Plasmaverbindungen weder aus der Zeit der ursprünglichen Entstehung der Ganglienleiste, noch durch bereits eingetretenes Aus- oder Einwachsen von Fasern aus der Vagusplatte resp. aus dem Medullarrohr. Auf dem Horizontalschnitt sieht man, wie die Platte auch bei *Mustelus* im Großen und Ganzen aus zwei einschichtigen Lamellen besteht, welche aber besonders an den dorsaleren Abschnitten theils wirklich, theils scheinbar mehrschichtig sind, da ihre Lagerung nicht senkrecht sondern schräg nach oben und innen gerichtet ist, ein Schnitt somit mehrere Schichten trifft. Man kann also auch bei *Mustelus* eine laterale und mediale Lamelle unterscheiden, und es kommen auch bei ihm Plasmabrücken zwischen beiden vor; besonders an der dorsalen Glossopharyngeuspartie ist die Platte umfangreicher, als an der hinteren eigentlichen Vagusgegend. Nach sechs $7^1/_2$ $\mu$ dicken Schnitten unter der höchsten Kuppe sieht man die Anfänge von Verbindungen zwischen der Vagusplatte und dem Medullarrohr, und nach der Gestalt der conischen Erhebungen der medialen Lamelle zu urtheilen, sind es plasmatische Ausflüsse der letzteren, welche sich in das Medullarrohr begeben und diese Verbindungen bilden. Einige Schnitte weiter ventralwärts theilt sich die Platte in ein vorderes, kleineres Stück für den Glossopharyngeus und ein beträchtlich größeres für den eigentlichen Vagus, und auf derselben Höhe wird auch hinten die Verbindung zwischen der Vagusplatte und der eigentlichen Spinalganglienleiste unterbrochen, so dass die drei Theile nun isolirt da liegen. Die Glossopharyngeusplatte verdünnt sich dabei nach wenigen Schnitten so sehr, dass man Mühe hat, sie überhaupt inmitten der Bindegewebselemente zu sehen: auf mehreren Schnitten besteht sie auf dem Querschnitt nur aus 3—5 Zellen; diese Zellen sind in einer concaven Vertiefung der Cutislamelle des Somits *s* gelagert (wobei man sich zu erinnern hat, dass das Somit *s* bei *Mustelus* zufolge der Verschmelzung der Occipitalsomite etwa den Somiten *r* und *q* der *Torpedo*-Somite entspricht!), und sowohl vor als hinter dem dünnen Stamme des noch gänzlich faserlosen Glossopharyngeus geht diese Cutislamelle an das Ectoderm, um daselbst die Bildungszellen der Cutis zu deponiren. Nach 5 oder 6 weiteren Schnitten fängt der Durchmesser des Glossopharyngeus wieder an zuzunehmen: es sind Elemente der zugehörigen Lateralis-Ectodermwucherung, welche, von den Placoden des Ectoderms dorsalwärts gewandert, die eigentlichen Elemente des Glossopharyngeusganglion und der ihm zugehörigen sensibeln Fasern liefern. Nach wenigen Schnitten zähle ich bereits 40 Zellen auf dem Quer-

Digitized by Google

schnitt, nach weiteren drei Schnitten beinah die doppelte Zahl, zugleich sieht man die Verbindung des Glossopharyngeus mit dem Ectoderm und den gleichzeitigen Austritt von weiteren Zellen aus letzterem in den Verband des Nerven. Noch einige Schnitte weiter ventralwärts erscheint der Glossopharyngeus als compacte Zellmasse, dann zerbröckelt diese Masse, und man gewahrt nur noch Bruchstücke neben dem Ectoderm des Visceralbogens, aus dem indessen noch fortgesetzt Zellen sich loslösen, um zu Nervenzellen zu werden. Ob Zellen der medialen Lamelle sich bereits so weit ventralwärts begeben haben, um neben der Masse der lateralen Elemente sich geltend zu machen, kann ich nicht feststellen, neige aber zu der Ansicht, dass dieselben noch nicht so weit ventralwärts gelangt sind. Auch an den gleich zu besprechenden Abschnitten der eigentlichen Vagusplatte vermag ich keine medialen — also motorischen — Elemente neben den beträchtlichen Massen der Lateralisclemente zu unterscheiden.

Die eigentliche Vagusplatte verschmälert sich von vorn nach hinten auf jedem weiteren, ventralwärts gelegenen Schnitte, da sie caudalwärts durch das Umfassen seitens des Somits *u* und frontalwärts durch das schräg nach hinten gerichtete Wachsthum der ganzen Platte eingeengt wird. Sie liegt jetzt dem Ectoderm ziemlich dicht an und zeigt bereits die ersten Elemente aus den Wucherungen des Ectoderms, während gleichzeitig auf der Innenseite der medialen Lamelle, zwischen ihr und dem Medullarrohr die Kuppen der Somite *u* und *t* erscheinen. Einige Schnitte weiter zeigen sich die bereits oben erwähnten Wucherungen der Cutislamellen dieser beiden Somite: sie dringen seitlich gegen die Vagusplatte vor und sondern zunächst den vordersten Theil derselben von dem Haupttheil — wodurch das 1. Ganglion des Vagus isolirt wird. Auch der Rest der Platte zeigt eine weitere Theilung zunächst in drei Abschnitte; gerade gegen diese Trennungspunkte richten sich die Spitzen der Cutiswucherungen des Somits *u* — wodurch offenbar eine weitere Instanz für die Wahrscheinlichkeit der Hypothese geliefert wird, dass diese großen Occipitalsomite durch Verschmelzung aus mehreren kleineren zu Stande kommen, die größere Zahl der Occipitalsomite von *Torpedo* aber primitiverer Gestaltung entspricht. Klümpchen von Ectodermzellen lösen sich aus dem Verbande des letzteren ab und wandern an die Vagusplatte, eben so wie an den bereits ganz von ihr getrennten 1. Vagusast, während das benachbarte Ectoderm selbst in offenbarer starker Zellzunahme sich befindet, und die

Digitized by Google

Verdickung desselben caudalwärts bis zur Querebene des Somits *w* vorgedrungen ist.

Faserbildung habe ich bei diesem Embryo nicht wahrgenommen; wohl aber habe ich bei einem gleich alten Embryo, der in Querschnitte zerlegt war, eine Anzahl von Fasern aus dem Medullarrohr in die Vagusplatte austreten sehen. Sie waren durchaus vereinzelt und ihrer Lage nach motorischer Natur (XXVII 211).

An einem Embryo von 10 mm Länge, XXVII 99, ist die Zunahme aller Elemente der medialen motorischen Lamelle sowohl, als ganz besonders der Lateraliselemente der späteren Ganglien hervorzuheben. In Folge dessen ist auch ein starker Gegensatz in der äußeren Erscheinung der medialen Lamelle und der lateralen Elemente zu erkennen. Dorsalwärts ist erstere mehrere Schichten stark, weiter ventralwärts, wo die Placodenzellmassen schon sehr starke Ausdehnung angenommen haben, und wo man bei dem vorigen Embryo keine Spur der medialen Lamelle mehr unterscheiden konnte, sieht man bei diesem Embryo eine deutliche, aber nur eine Zelle starke Lamelle beträchtlich weiter hinabsteigen. Und da die mediale Lamelle senkrecht, die lateralen Zellmassen aber durchweg schräg von unten und hinten nach oben und vorn gerichtet sind, so ist auf dem Horizontalschnitt die Grenze beider sehr deutlich. Leider sind die mir vorliegenden Schnitte zu stark gefärbt und zu dick, um mich darüber zu vergewissern, ob in den Zellen der medialen Lamelle bereits ein Anfang zur Faserbildung gemacht ward.

In der Masse der lateralen Elemente prägt sich die Längsrichtung der Zellkörper aus — ob hier bereits Faserbildung im eben erörterten Sinne stattgefunden hat, vermag ich wiederum nicht zu sagen. Jedenfalls aber geht die Wucherung in den Placoden, den Quellgebieten der Ganglien, mit Energie weiter, und außer dem Glossopharyngeus haben sich Vagus I und II auf das deutlichste isolirt und wachsen selbständig durch Zunahme aus dem Visceralbogenectoderm ventralwärts weiter.

An einem anderen, gleichfalls 10 mm langen Embryo XXVII 102 sehe ich auf einem etwas günstiger geführten Schnitt, dass in der That weder in der medialen Lamelle noch in den lang ausgezogenen Zellen der lateralen Massen eine Differenzirung zur Faserbildung Platz gegriffen hat: nur bemerkt man an letzteren, dass das Plasma der einzelnen Zellen nach oben und unten spindelförmig in die Länge gezogen ist und rasch zu einer Faser sich auswachsen wird. Die mediale Lamelle hat sich — wohl auf künstlichem Wege —

Digitized by Google

vielfach von den lateralen Massen abgelöst und wird dadurch noch leichter unterscheidbar. Auch ist sie bei diesem Embryo schon an den Glossopharyngeus- und Vagus I-Stämmen auf dem Schnitt leicht als ein der hinteren inneren Seite angelagerter kleiner Vorsprung zu finden. Ventralwärts machen sich wieder für alle ursprünglichen Componenten der Vagusplatte die Wucherungen des Ectoderms auf das stärkste als ausschließlicher Factor ihrer weiteren Ausdehnung geltend.

Hier schalte ich einige Beobachtungen ein, welche ich über die Frage der Faserbildung in der medialen Lamelle an Querschnitten einiger *Mustelus*-Embryonen gemacht habe.

Prüft man, um zur Klarheit über den Ursprung der Faserbildung im Innern des Medullarrohrs sowohl, wie der Vagusplatte zu kommen, außer Horizontalschnitten auch Querschnitte gleicher Stadien, so erfährt man, dass ähnlich wie bei *Torpedo* schon bei *Mustelus*-Embryonen von 7—8 mm Länge eine Differenzirung der Zellen des Medullarrohres eintritt, und dass hellere, runde Kerne und durch Carmin rosa gefärbtes Plasma in den Seitentheilen, dem Randschleier der beiden Medullarplatten sich ansammeln und daselbst ähnliche Lagenveränderungen vornehmen, wie bei *Torpedo*. Der wesentlichste Unterschied beruht nur auf der Quantität, da bei *Torpedo*, zufolge der gewaltigen Ausbildung der electrischen Organe und ihrer Nerven, ein sehr viel größerer Bezirk der Medullarplatten zur Production der Seitenhornfasern in Anspruch genommen wird, was sich auch in der besonderen Ausbildung des Lobus electricus ausspricht, der natürlich nichts Anderes ist, als ein außerordentlich stark entwickelter Theil des Wurzelgebiets eben dieser Seitenhornfasern. Die so aus dem Bereich der Vorderhörner herausdifferenzirten und hervorgewanderten Medullarzellen gehen im Randschleier bis hinauf an die Berührungsstelle des Medullarrohres mit dem Gipfel der Vagusglossopharyngeusplatte, so dass man ihre Längsachse schräg von oben nach unten resp. dorso-ventralwärts gerichtet sieht. Wie ich schon oben sagte, zeigen sich bei Embryonen von 7—8 mm bereits einzelne wenige Faserbrücken zwischen Medullarrohr und Vagusplatte, deutlicher werden dieselben bei einem Embryo von 9—10 mm. Man geräth aber bei der Prüfung dieser Verhältnisse immer wieder in erneute Zweifel, ob die Zellen der medialen Lamelle der Vagusplatte an der Ausbildung der Fasern unmittelbaren materiellen Antheil haben. Wo man die Fasern aus dem Medullarrohr in die Vagusplatte übertreten sieht, bildet letztere

Digitized by Google

förmlich eine entgegenkommende Vorwucherung, als wüchsen ihre Zellen dem Medullarrohr entgegen, um die aus demselben hervorbrechende Faser nicht nur aufzunehmen, sondern ihr entweder weiteres Bildungsmaterial oder bereits plasmatisch differenzirte Fasertheile zur Verschmelzung entgegen zu bringen. Aber die noch rein plasmatische Natur der Faserbrücke zwischen Medullarrohr und Vagusplatte macht es sehr schwer, festzustellen, ob eine autochthone Differenzirung der Vagusplattenzellen stattfindet, oder ob die Faser aus dem Medullarrohr in das Zellgebiet der Vagusplatte übergeht und innerhalb derselben sich weiter schiebt. Für die principielle Frage von dem uranfänglichen Zusammenhange des Nerven mit seinem Endorgane und die geltend gemachten theoretischen Schwierigkeiten, wie man sich vorstellen solle, dass eine auswachsende Nervenfaser ihren Weg zu dem ihr zugehörigen Endorgane — also hier einem Kiemenmuskel — fände, würde jeder dieser beiden Modi sein Missliches haben, da in dem einen Falle die Faser im Vorderhorn entsteht und durch den ganzen Randschleier des Medullarrohres so wie durch die ganze Länge der medialen Lamelle der Vagusplatte hindurch wachsen müsste, ehe sie zu den Zellen der Seitenplatten gelangen kann, aus denen die Kiemenmuskulatur hervorgeht, während in dem anderen Falle die Sache noch complicirter würde durch den Ursprung der Faser im Vorderhorn und ihre Weiterbildung durch Zellen der Neuralleiste, welche von der dorsalsten Stelle des Medullarrohres resp. des Ectoderms her ihren Anfang nehmen und erst ganz allmählich so weit ventralwärts wachsen, um mit den Seitenplatten in Contact zu gerathen. Wenn aber argumentirt werden sollte, dass eine autochthone Faserbildung eines Muskelnerven innerhalb der medialen Lamelle der Vagusplatte und seine nachträgliche Verbindung mit einer anderen Faser, die im Innern des Medullarrohrs aus Elementen des Vorderhorns entstanden ist, undenkbar sei und unseren Anschauungen durchaus widerspreche, so glaube ich, dass bei der gegenwärtig in fast völligem Umbau begriffenen Lehre von der Structur des Nervensystems unsere Anschauungen wohl nicht so endgültiger Art sind, dass nicht ontogenetische Aufschlüsse ihre gründliche Umformung zur Folge haben könnten, und dass besonders die Entwicklung der Selachier Bausteine für andere Anschauungen liefern könnte, als sie gegenwärtig noch von vielen Neurologen als fester Besitz der Wissenschaft angesehen werden. In der folgenden Studie wird diese Frage ausführlicher abgehandelt werden. Wer die Bilder

Digitized by Google

aufmerksam prüft, welche durch Querschnitte von Embryonen von *Mustelus vulgaris* von 10 mm Länge geboten werden, Wer sieht, wie der dorsale Theil der Vagusplatte nur aus zwei neben einander liegenden Zelllamellen besteht, deren jede nur die Dicke einer Zelle aufweist, und wie die mediale Lamelle eine Plasmabrücke zum Medullarrohr bildet, welche durchaus wie eine Faser vor der Differenzirung ihres centralen hellglänzenden Cylinders erscheint; wie diese Faser sich eine Strecke weit in der medialen Lamelle verfolgen lässt, deren Kerne ihr in solcher Weise an- und eingefügt sind, dass sie als eine Einheit überall angesehen werden würden, wo immer man sie auffände — Der wird ganz von selbst auf die Vermuthung kommen, dass es sich hier um autochthone Faserbildung der Vagusplatte handle, die mit einer ähnlichen, eben aus dem Medullarrohr hervorbrechenden Faser sich verbunden hat.

Ob dem wirklich so sei, bleibt eine Frage, welche ich hier weder zu bejahen noch zu verneinen unternehme: meine Absicht ist nur, einen neuen Gesichtspunkt für das Zustandekommen der motorischen Seitenhornfasern vorzuführen, zu dem mir Beobachtungen an Haifischembryonen die Veranlassung gegeben haben.

Ich fahre nun fort in der Darstellung der Horizontalschnitte.

Auf einem 12 mm messenden Embryo XXVII 350 erkennt man nun schon mit Deutlichkeit, dass in der medialen Lamelle eine Differenzirung im Plasma der Zellen begonnen hat, und gewahrt, dass zwischen der Glossopharyngeusplatte und dem Medullarrohr eine secundäre, aber zugleich definitive plasmatische Verbindung eingetreten sei, die zunächst den Eindruck netzartiger Verflechtung macht. Von der Vagusplatte aus gehen plasmatische, kegelförmige Vorsprünge auf ihrer ganzen Länge gegen das Medullarrohr zu — offenbar der Ausdruck der oben nach Querschnitten beschriebenen Vorwucherung. Aus ihnen gehen plasmatische Brücken zu dem benachbarten Medullarrohre. Nun ließen sich diese Brücken wiederum ja auch umgekehrt als Producte auswachsender Medullarfasern in die Vagusplatte deuten. Dann müsste man aber annehmen, dass die Fasern bei ihrem Auswachsen aus dem Medullarrohre eine Art von Attraction auf das Plasma der Vagusplattenzellen ausübten, die bewirkt, dass es sich kegelförmig erhebt und den Medullarfasern entgegenwächst. Es ließe sich aber auch vielleicht annehmen, dass beim ersten Einwachsen der Fasern des Medullarrohres in die Vagusplatte gleich eine so feste plasmatische Verbindung entstünde, dass bei Einwirkung der Conservirflüssigkeit,

Digitized by Google

die eine Trennung der Vagusplatte von dem Medullarrohr zur Folge hätte, die Berührungspunkte sich etwas ausziehen, so dass nachträglich diese plasmatischen Kegel der Vagusplatte entstünden. Viel Wahrscheinliches hat das nicht; es wäre viel begreiflicher, wenn die auswachsenden Fasern einfach abrissen. Es bliebe noch übrig, diese Plasmakegel der Vagusplatte als den ersten Anfang der in das Medullarrohr einwachsenden sensiblen Wurzelfasern anzusehen, die erst später zur eigentlichen Faserbildung gelangten: dem wäre aber entgegen zu setzen, dass die plasmatischen Brücken an der hintersten Partie der Vagusplatte ganz genau so entstehen, wie die vorderen, dass aber an den hinteren Theilen gar keine sensiblen Fasern in das Medullarrohr einwachsen, wo vielmehr nur die Seitenhornfasern des Accessorius bestehen, die sich genau so verhalten, wie die anderen motorischen Kiemennerven. Glänzende Cylinder sind in diesen rein plasmatischen Brücken noch nicht zu sehen — und Wer unbefangen auf dieselben blickt, wird es vielleicht vorziehen, die activen Elemente der kegelförmigen Erhebungen in das Plasma der Vagusplatte zu verlegen, nicht in die Attraction der ihm entgegen wachsenden Fasern.

In den lang ausgezogenen, spindelförmigen Zellen der lateralen Elemente der Glossopharyngeus- und Vagusganglien vermag ich nur erst hier und da Cylinderbildung zu constatiren, so dass also wohl auch bei *Mustelus* die motorischen Fasern sich früher ausbilden, als die sensiblen, oder aber die letzteren innerhalb der Placodenzellen früher, als in den ihnen angelagerten Zellen der Ganglienleiste. Auf dem Querschnitte des Glossopharyngeus hat der motorische Abschnitt sich als eine halbrunde, vorspringende Partie herausgebildet, die aber weiter ventralwärts in den Gesammtverband des Nerven wieder übergeht und dann an der inneren hinteren Seite gelagert bleibt. Das Ganglion des Glossopharyngeus — wenn man den Haufen noch undifferenzirter Zellen so nennen will — fängt jetzt aber an, sich mit seinem Haupttheil vom Ectoderm langsam zurückzuziehen; nur an einer bestimmten Stelle bleiben Zellen bestehen, welche den dorsalen Zusammenhang auch weiterhin aufrecht halten. Von ihnen aus nimmt in den folgenden Stadien die Bildung des Schleimcanalastes des Glossopharyngeus ihren Anfang (vgl. 17. Studie). Ventralwärts weicht, wie gesagt, das Ganglion anfänglich vom Ectoderm zurück, aber auf tieferen Schnitten ist es immer noch damit verbunden und empfängt fortgesetzt Zellzuwachs. Vom motorischen Theil der Nerven ist ventralwärts vom Schleim-

Digitized by Google

canalast noch nichts wahrzunehmen, eben so hört auch an der eigentlichen Vagusplatte die mediale Ganglienleistenlamelle unterhalb der Placodenzellmasse auf, und weder undifferenzirte Zellen noch gar Fasern der motorischen Seitenhornnerven sind nachzuweisen — ein Umstand, auf den ich mit besonderem Nachdruck hindeute.

Hinter den letzten Elementen der Vagusplatte, also auch hinter der bisher letzten Kiemenspalte, setzt das Ectoderm seine Verdickung fort, sondert aber zunächst die entstandenen neuen Zellen nicht aus; diese Zellen bleiben vielmehr im Ectoderm liegen und bilden eine plasmareiche, nach innen gerichtete Vorwölbung. Wir werden im nächsten Stadium sehen, dass es sich dabei um die Vorbereitung zur Bildung eines weiteren Vagusganglions handelt.

Der 14 mm Länge messende Embryo XXVII 353 lässt die plasmatische Verbindung der Vagusplatte mit dem Medullarrohr sehr deutlich hervortreten, und an verschiedenen Schnitten gewinnt man wiederum den Eindruck, dass zur Herstellung dieses Zusammenhangs die mediale Lamelle der Vagusplatte selbständig beiträgt. Es sind aber auch hier noch rein plasmatische Brücken, die den Zusammenhang bilden, und eine Sonderung in hellglänzende Cylinder ist innerhalb dieser Brücken noch nicht oder nur an wenigen Stellen wahrzunehmen. Die Fortschritte der sensibeln Sphäre bestehen in der weiteren Ausdehnung ventralwärts gerichteter Ectodermwucherungen an jedem einzelnen Visceralbogen, ferner der dorsalwärts gerichteten Zell- und Faserbildung der Schleimcanaläste des Glossopharyngeus und der vorderen Vagusganglien, sowie schließlich in der caudalwärts gerichteten Ectodermwucherung der Seitenlinie resp. des Mutterbodens des N. lateralis, in den die Schleimcanaläste der mittleren Vagusganglien schräg einmünden. Die Differenzirung des Lateralis schreitet in derselben Weise fort, wie wir sie bisher kennen gelernt hatten: es lösen sich eine Menge Ectodermzellen aus dem Verbande der übrigen los — ihr Plasma vergrößert sich, streckt sich schräg und horizontal, einzelne Klümpchen dieser Masse wölben sich nach innen vor, treten sogar ganz aus dem Ectoderm heraus, und die Faserbildung setzt dieselben mit den hinteren Vagusganglien in Verbindung, so dass man die Lateralisfasern später direct aus dem Ectoderm in die Vagusganglien übergehen sieht. Die motorischen Seitenhornelemente, seien es Fasern oder Zellen der medialen Ganglienleistenlamelle, sind ventralwärts erst auf der Grenze zwischen Urwirbel und Seitenplattenelementen angekommen.

Digitized by Google

An dem 16 mm messenden Embryo XXVII 356 ist die plasmatische Verbindung der dorsalen Partie der Vagusplatte mit dem Medullarrohr fast auf der ganzen Länge zu Stande gekommen, und auch bei diesem Embryo lassen die Schnitte durchaus darauf schließen, dass die Plasmabrücken aus der Vagusplatte in das Medullarrohr eindringen, ja oft macht es den Eindruck, als ob das Plasma mehrerer Zellen der Vagusplatte an das Medullarrohr sich andrücke, ohne hineindringen zu können, niemals aber habe ich auf diesen Stadien Plasmavorsprünge des Medullarrohrs sich spitz gegen die Vagusplatte richten sehen — wie es doch bei dem Hervorsprossen der ventralen Spinalwurzeln aus dem Vorderhorn meistens der Fall ist. Man erkennt jetzt auch an den älteren, vorderen Plasmabrücken den Fortschritt der Differenzirung durch die Bildung des glänzenden Innencylinders, der nun seinerseits in das Innere des Medullarrohrs hinein verfolgt werden kann.

An dem Medullarrohr selbst beobachtet man die allmähliche Zunahme der sog. weißen Substanz, die durch das Auswachsen und Aneinanderlagern der Medullarzellen und ihres Plasmas zu Stande kommt, in welchem sich allem Anscheine nach genau so, wie innerhalb der peripherischen Ganglien- und Nervenanlagen, die hellglänzenden Cylinder als Anfang der Faserbahnen bilden. Fasst man auf dem hier behandelten Stadium die weiße Substanz genau ins Auge, so erkennt man unschwer dieselben Plasmamassen, dieselben hellen längs- oder quer getroffenen Cylinder, wie in der Vagusplatte, nur finden sich verschieden gerichtete Fasersysteme durch einander laufend, wodurch es schwierig wird, den Ursprung und die Richtung der einzelnen gesondert zu verfolgen. Die große Masse der Medullarzellen, in denen noch keine deutlichen — unbeschadet der etwa bereits angebahnten, aber nicht erkennbaren — Differenzirungen erfolgt sind, scheinen in radialer Richtung vom Centralcanal gegen die Peripherie gewendet zu sein — auf der ganzen centralen Hälfte des Medullarrohrs und darüber hinaus sieht man nur über einander liegende Zellen und Kerne, welche etwaige Faserbildung verdecken — die letztere erkennt man erst auf dem peripherischen Drittel als schräg oder quer geschnittene Fasern und nur auf der äußersten Peripherie als vielfach durch einander geflochtene aber auch auf langen Strecken parallel gerichtete Längsfaserbündel, zwischen welchen eine Anzahl nicht mehr radial gerichteter Zellkerne zu erkennen sind.

Die weitere Differenzirung der Vagusplatte spricht sich zunächst

Digitized by Google

in ihrer immer weiter schreitenden Gliederung in einzelne Ganglien aus, welche in die zugehörigen Visceralbogen weiter und weiter hineinwachsen. Die mediale Lamelle trennt sich dabei in ihre späteren Äste, welche sich in immer deutlicherer Weise von dem zugehörigen lateralen Placodenabschnitt abheben und als besonderes Faserbündel hinten und innen von den sensibeln Fasern und den massenhaften Zellen, die später zu Ganglienzellen werden, abwärts verlaufen. Man erkennt die der medialen Lamelle angehörigen Fasern an der verschiedenen Richtung, in welcher sie durch die Horizontalschnitte getroffen sind; die sensiblen Wurzelbündel sind horizontaler gerichtet, als die motorischen Fasern; neben den auf den tiefer liegenden Schnitten getroffenen späteren Ganglienzellen sind die motorischen Fasern durch ihr gleichmäßiges Plasma, das nur von einigen quer geschnittenen Kernen begleitet wird, leicht von den Ganglien und sensiblen Fasern zu unterscheiden, und bei ihrem ventralen Weiterwachsen sind die vorderen, d. h. die motorischen Glossopharyngeus- und die vorderen motorischen Vagusfasern bereits an der vorderen Peripherie der zu Muskelschläuchen der Kiemenbogen angeordneten Zellen der Seitenplatten angelangt.

Die lateralen Zellmassen ihrerseits gestalten sich immer mehr spindelförmig; allmählich aber macht sich auch bei ihnen ein Unterschied in der äußeren Gestalt geltend, welcher vielleicht die Differenzirung der eigentlichen Nervenzellen von denjenigen, welche Ganglienzellen werden sollen, betrifft. Die ersteren haben lang gestreckte Kerne, die denen der motorischen Fasern durchaus gleichen, während die anderen zwar oval und nach beiden Seiten zugespitzt erscheinen, aber doch nicht zu Fasern sich umgestalten. Welche qualitativen Unterschiede sich sonst noch in der äußeren Erscheinung des Plasmas und des Kerns feststellen lassen, bedarf einer sorgfältigeren Untersuchung, auf die ich an dieser Stelle nicht eingehen kann.

Wichtig aber ist es, auf den Übergang der Fasern der Vagusganglien in die Bahn des eigentlichen Lateralis zu achten und die Processe zu verfolgen, die sich im Innern der Ectodermwucherungen abspielen, um die Lateralisbildung zu vervollständigen.

Auf der Höhe des Somits *w* erscheint das Ectoderm in diesem Stadium in lebhafter Zellvermehrung. Während es auf dem Horizontalschnitt neben dem Somit *v* nur einschichtig ist, aber freilich lange cylindrische Zellen aufweist, die sehr nahe an einander gerückt sind, und während es außerhalb des Bezirks der zukünftigen Seiten-

Digitized by Google

linie resp. der bis auf eine gewisse Entfernung caudalwärts bereits vorgeschrittenen Umformung zur Lateralisbildung nur aus einer doppelten Lage pflasterförmiger, abgeplatteter Zellen besteht, zeigt sich neben dem Somit *w* eine Vermehrung der Zellen, welche in einander geschachtelt und in einer gewissen nach innen gerichteten Wölbung so gelagert sind, dass derselbe Schnitt mehrere neben einander liegende Zellschichten trifft. Die Partien des Ectoderms, aus welchen die Seitenlinie und der Lateralis hervorgehen, zeigen nämlich eine Vertiefung nach dem Inneren des Körpers, so dass auf dem Querschnitt eine Art flachen, nach außen offenen Halbcanals erscheint, dessen Wandung eben die zelligen Elemente bilden, deren Wucherung den Lateralis erzeugt. Diese halb canalartige, aus Cylinderepithel bestehende Vertiefung wächst langsam caudalwärts weiter und geht bis an das Ende des Körpers. Die Wandungszellen dieser Halbrinne liefern das Plasma, aus welchem der weitere Aufbau des Lateralis erfolgt, der auf dem nächsten Schnitt mit plasmatischen Ausläufern der letzten Vaguszellen sich in das Ectoderm hinein erstreckt und gleichzeitig noch Fasern in Empfang nimmt, welche von dem vorletzten Vagusganglion und aus dem neben diesem liegenden Ectoderm caudalwärts gerichtet sind. Alle diese Fasern gehen in die Bahn des Lateralis ein, die somit bereits einen recht beträchtlichen Umfang resp. Durchschnitt besitzt. Sie ist auch nicht mehr in ihren ersten Stadien, denn die Umwandlung des Ectoderms zur embryonalen Seitenlinie d. h. des das Ectoderm bildenden einfachen Pflasterepithels zu Sinneszellen, durch deren Wucherung und Vermehrung Nervenzellen gebildet werden, hat bereits eine Strecke von weiteren acht bis neun Somiten zurückgelegt, und auf dieser ganzen Strecke sieht man neben den stark vergrößerten Kernen der Ectodermzellen und auf ihrer Innenseite die Längsfasern des Lateralis, begleitet von länglichen Kernen und durchmischt mit runden Kernen, welche offenbar Zellen entstammen, die sich eben aus dem Verbande der Epithelzellen, d. h. also der Sinneszellen der Seitenlinie, losgelöst haben und ihrerseits noch Fasern bilden werden oder eben gebildet haben. Besonders zahlreich sind diese abgelösten Zellen auf der inneren Grenze der Lateralisformation, wo die länglichen Kerne oft in fortlaufender Reihe, die rundlichen aber in einzelnen Häufchen zu erkennen sind. Die Verdickung des Ectoderms, also die Umwandlung seines Pflasterepithels zu Sinnes- und Nervenzellen, geht immer am intensivsten an dem hinteren Ende der caudalwärts fortschreitenden Seitenlinien-

Digitized by Google

formation vor sich, wobei es zu einer auffallenden Erscheinung des embryonalen Lebens kommt.

Während nämlich anfänglich die Umwandlung der Ectodermzellen zu Sinneszellen ohne irgend welchen Substanzverlust vor sich geht, und die vorhandenen Ectodermzellen aus ihrer einfachen pflasterförmigen Epithelform zu dem cylindrischen Epithel der Schleimcanalanlagen sich umgestalten, geht dieser Process, sobald er über den Bereich der Kiemenregion auf den eigentlichen Rumpf sich fortpflanzt, in anderer Weise vor sich. Die bereits zu Sinnesepithel umgewandelten Ectodermzellen vermehren sich dann an dem hinteren Ende der ganzen Anlage sowohl nach hinten, wie nach oben und unten zu, so dass das Hinterende der caudalwärts fortschreitenden Seitenlinie oder Lateralisformation wie keulenförmig angeschwollen erscheint und sich wie eine Art Einstülpung unter das doppelschichtige Pflasterepithel des Ectoderms nach hinten vorschiebt. Ob dabei dieses Pflasterepithel sich noch z. Th. weiter an der Umwandlung zu Sinneszellen betheiligt, will ich nicht in Abrede stellen — jedenfalls aber löst sich ein beträchtlicher Theil desselben, unter den sich die Einstülpung der Lateralisformation caudalwärts schiebt, vom Körper des Embryos ab und bildet eine Tasche, deren Boden sich immer weiter nach hinten erstreckt, deren Anfangstheil aber langsam der Auflösung verfällt. Auf Horizontalschnitten sieht man diese Tasche auf ihrer dem Embryo zugewendeten Seite aus dem wuchernden Sinnesepithel und dem daraus sich bildenden Lateralis bestehend, während ihre äußere Wandung durch die gefaltete umgedrehte Tasche des ursprünglichen Ectoderms gebildet wird, das somit doppelschichtig erscheint, jede Schicht aber wiederum aus den beiden Zelllagen gebildet, die von Anfang an das Ectoderm herstellen. Je weiter caudalwärts die Lateralisbildung vordringt, je tiefer also die Ectodermtasche wird, um so mehr lockert sich das vordere Ende ihrer äußeren Wandung und geht histolytisch oder durch Spalt- und Rissbildung zu Grunde. Eben so löst sich die obere und untere Verbindung der äußeren Taschenwand mit dem caudalwärts wachsenden Sinnesepithel der Seitenlinie allmählich ab, und letztere liegt frei da (Taf. 14 Fig. 3, 5, 6, 11 *T*).

Dieser Process der Bildung der Seitenlinie ist natürlich längst bekannt und beschrieben; ähnliches Auflösen oder Abstoßen von Zellen der äußeren Ectodermlage findet sich, wenn auch in geringerem Umfange, auch an den Schleimcanälen des Vorderkopfes: wenn ich hier indess noch einmal darauf hinweise, so geschieht es,

Digitized by Google

um besonderen Nachdruck auf die Bildung und das Wachsthum des Lateralis zu legen, dessen histogenetische Bildung unter dem principiellen Gesichtspunkt der Nervenentstehung, dessen morphologische Bedeutung aber vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus von hoher Bedeutung sind. Am wichtigsten sind dabei die Vorgänge, welche sich an der caudalwärts weiter fortschreitenden, terminalen Kuppe der ganzen Formation ereignen; ihre genaue Beobachtung ist von ausschlaggebender Bedeutung. Am letzten Ende der Kuppe sieht man nur schräg nach hinten und innen gerichtete, stark anschwellende, an Umfang des Kerns und des Plasmas zunehmende Ectodermzellen, die sich zu Sinneszellen umgestalten. Dabei zeigen sich zahlreiche Mitosen, meist an der Außenseite des bereits bestehenden Sinnesepithels gelegen, nach innen drängen sich die cylinder- und pfriemförmigen Zellen durch einander, eine beträchtliche Zahl derselben hat sich schon aus dem Verbande des Epithels auf die innere Seite herausgeschoben und liegt ohne wahrnehmbare Plasmaumgrenzung da. Diese nach innen vorgeschobenen Zellen nehmen auf den dem caudalwärts wachsenden Ende der ganzen Formation voraufgehenden Abschnitten eine anfänglich schräge, aber, je weiter frontalwärts, um so mehr längsgerichtete Lage an, und es ist nicht schwer, in ihnen diejenigen Zellen zu erkennen, deren Plasma das Material für den caudalwärts weiter wachsenden Nerven abgiebt — gleichzeitig aber sieht man auch, wie das Plasma einer Anzahl von Zellen, deren Kern vertikal auf die Körperlängsachse gerichtet ist, sich schräg richtet und sich in den Verlauf der sich bildenden Plasmafasern des Nerven einfügt. An der terminalen Kuppe der ganzen Anlage erscheinen die Plasmamassen noch ohne irgend welche Gliederung oder Formation, davor bemerkt man aber schon, dass Plasmabänder bestehen, welche innerhalb der Anlage der Länge nach gerichtet sind; weiter nach vorn erkennt man in diesen Plasmabändern oder -streifen die hellglänzenden Cylinder, und noch weiter nach vorn liegen bereits wellige Fasern, an denen kein Plasmarand erkennbar wird, wo also die Nervenfaserbildung bereits die größten Fortschritte gemacht hat. Unbeschadet dieser weiter vorgeschrittenen Differenzirung gewahrt man aber doch auch an diesen vorderen Abschnitten der Lateralisanlage, dass immer noch weitere Zuströme aus Ectoderm- und Vagusganglienzellen an der Ausbildung des Lateralisstammes sich betheiligen, so dass also selbst

Digitized by Google

auf Abschnitten, die bereits jene welligen Fasermassen (Taf. 14 Fig. 13) erkennen lassen, doch noch wieder neue Plasmabänder auftreten und ihre weitere Differenzirung durchmachen. Dies wird besonders durch die Gestalt der im Verlauf des Lateralis eingeschalteten Kerne deutlich: neben den bereits zu welligen Fasern ausgebildeten Abschnitten finden sich lange, stabförmige Kerne — wo aber neue Plasma- resp. Zellelemente zutreten, zeigen sich auch runde oder ovale Kerne, so besonders an der Peripherie des bereits deutlich umgrenzten Lateralisstammes und an seinem Anfang wie an seiner Verbindung mit den Vagusganglien. Es würde hieraus folgen, dass das Wachsthum des Vagus zwar hauptsächlich terminal geschieht, dass aber gleichzeitig auf der ganzen Strecke seiner bisherigen Bildung sich immer noch neue Ectodermzellen an seiner Zunahme und Ausbildung betheiligen, die bereits betheiligten aber durch Mitosenbildung sich noch weiter vermehren (Taf. 14 Fig. 5, 6, 11—13).

Dass dies in der That der Fall ist, lehrt z. B. die Betrachtung eines Embryos von 18,5 mm Länge XXVII 359, bei welchem der Lateralis nicht nur an Ausdehnung caudalwärts beträchtlich zugenommen hat, sondern auch im Durchmesser, also an Faserreichthum, stark gewachsen ist und auf der Höhe der Somite *v*, *w* und *x* eine große Anzahl von Zellen erkennen lässt, die offenbar ganz frisch aus dem wuchernden Ectoderm der Seitenlinie hervorgegangen sind und sich, sei es zur Faserbildung, sei es auch vielleicht zur Umgestaltung in eigentliche Ganglienzellen anschicken. Denn zur Ausbildung von Ganglienzellen schreiten jetzt sowohl die einzelnen Vagusganglien, wie auch die große, dorsal von ihnen als letzter Rest der gemeinsamen Vagusplatte liegen gebliebene, aus den Placoden herstammende Zellmasse, welche das eigentliche Ganglion des Lateralis bildet.

Es ist nicht meine Absicht, an dieser Stelle die Einzelheiten der Umbildung einer solchen Ectodermzelle zur Ganglienzelle zu verfolgen. So weit ich den Process neben anderen, mir diesmal näher liegenden Gesichtspunkten habe verfolgen können, macht sich die Differenzirung zur Ganglienzelle erst dann geltend, wenn bereits eine Menge von Faserbildungen auch sensibler Natur vor sich gegangen sind. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, dass eine oder die andere dieser faserbildenden Zellen sich nachträglich zur Ganglienzelle gestaltet, wodurch dann in einer bereits bis zu einem gewissen Grade hergestellten



Digitized by Google

Faser aus der Reihe ihrer Componenten sich eine Zelle zum Primus inter pares herausbildet. Die Frage, welche ich schon in der 17. Studie behandelte, ob eine Ganglienzelle zur Nervenfaser auswüchse, würde sich also für die von mir an Haifischen beobachteten Vorgänge auch so formuliren lassen, ob eine der bereits faserbildenden Nervenzellen sich zur Ganglienzelle und damit zu einer Art von Centrum der aus zahlreichen, ursprünglich gleichberechtigten, die Faser herstellenden Ectodermzellen ausbilde und erhöbe. Da indessen die Anschauungen über Constitution, Function und Entstehung der Ganglienzellen, Nervenfasern und des gesammten Nervensystems in starker Gährung und Umwandlung begriffen sind, so will ich die Möglichkeit der obigen Auffassung nur andeuten, aber hier nicht weiter verfolgen, zumal da es einer specifischen Technik und Conservirung der Embryonen bedürfen wird, um diese Fragen einigermaßen zu fördern.

Ich wende mich jetzt zur Betrachtung der weiteren Entwicklung, welche die Beziehungen der Vagusplatte zum Medullarrohr bei dem Embryo XXVII 359 betreffen.

Die Faserverbindungen der Vagusplatte und des Medullarrohres sind fortgesetzt im Zunehmen begriffen; wo bisher schmale, oft nur einer oder zwei Faserdicken entsprechende Brücken (Taf. 14 Fig. 7—10 $\alpha$, $\beta$) bestanden, finden sich jetzt recht solide Stränge, deren Längsfaserung auf die Composition aus vielen Fasern schließen lässt. Diese Stränge treten aus convergirenden Fasern zusammen, welche man an dem dorsalen Theile der Vagusplatte von allen Seiten zusammenlaufen sieht — verfolgt man sie umgekehrt von dem Strang in die Vagusplatte, so treten sie nach allen Seiten aus einander (vgl. pag. 108). Die Fasern der hintersten Partie der Vagusplatte, welche noch am wenigsten massiv sind, zeigen innerhalb der Vagusplatte nach wie vor einen schrägen von außen und vorn nach innen und hinten gerichteten Verlauf: je weiter caudalwärts, um so schräger. In der Mitte aber richten sich die Fasern quer, d. h. sie verlaufen ziemlich gerade und mit der Querebene des Körpers annähernd parallel, aber etwas von unten nach oben; der vordere Theil der Vagusplatte, ganz besonders aber die Glossopharyngeusplatte schickt die Fasern in sehr schräger Richtung nach oben und vorn, so dass die Stränge, in welche sie zusammenlaufen, gleichfalls schräg von unten und hinten in das Medullarrohr eintreten.

An diesem vorderen Theil und seinen Strängen macht sich nun ein auffallendes Verhältnis bemerklich. Mit dem Eindringen in das Medullarrohr scheint das Wachsthum ihrer Fasern

Digitized by Google

noch durchaus nicht beendet, vielmehr setzt es sich innerhalb des Medullarrohrs fort, während gleichzeitig weitere Fasern aus der Vagusplatte sich den Strängen anschließen und das Volum der in das Medullarrohr eindringenden Fasermassen vergrößern. Die Folge dieses Andranges ist, dass innerhalb des Medullarrohres an den Stellen, an welchen die Stränge in einer größeren Zahl neben einander eindringen, die bereits vorhandenen Längsfasern des Medullarrohres selbst aus einander geschoben, ja dass sogar die Medullarzellen dieser Partien, die vom Centralcanal her in dichten Massen bis an den Außenrand sich vorschieben, von unten nach oben in schräger Richtung wie von einer eindringenden Kugelfläche zurückgedrängt werden (Taf. 13 Fig. 5, 6 u. 8). In Folge dessen sieht man neben der Vagusplatte die weiße Substanz in dem Medullarrohr an einigen Stellen halbkugelförmig nach innen sich vorwölben, erkennt aber sofort, dass es sich nicht um autochthone weiße Substanz handelt, sondern um eingedrungene Fasermassen der Vagusplatte, welche in späteren Stadien sogar immer weiter ins Innere des Nachhirns gerathen und als kugelförmige Fasermasse inmitten der Medullarzellen sich leicht erkennen lassen. (Taf. 13 Fig. 7 zeigt, wie dieser Process gegenüber Fig. 5, 6 u. 8 bereits weiter fortgeschritten ist.) Die innere Structur des Nachhirns, denn um das handelt es sich hier natürlich, zeigt überall dieselbe Formation: massenhafte, dicht an einander liegende, gleich große, ovale Zellkerne, die in der Richtung der Querebene des Körpers liegen (vom innern Rande des Ventrikels bis zur äußeren Peripherie etwa 12—15 Schichten), aber so durch einander gefügt sind, dass man nicht erkennen kann, wie ihr Zellplasma beschaffen ist; aber am Rande macht sich eine Faserung bemerkbar, gleichfalls in der Querrichtung, welche Maschen bildet, durch die wiederum Längsfaserung geht, in deren Lücken aber auch quer durchschnittene von oben nach unten oder umgekehrt gerichtete Fasern zu erkennen sind. Klare Differenzirung der Zellen und Kerne des Nachhirns in Ependym, Neuroglia und Ganglien ist noch nicht erkennbar. Wie innerhalb dieser offenbar noch sehr nachgiebigen Elemente des Nachhirns die eindringenden Fasern der Vagusplatte sich Raum schaffen, um zu solchen halbkugelförmig gestalteten Massen anzuwachsen, wie das Zusammendrängen der Medullarzellen und ihrer noch weichen Plasmagebilde stattfindet, lasse ich dahingestellt: Thatsache ist, dass an dem vorliegenden Embryo bereits zwei solcher Halbkugeln, die des Glossopharyngeus



Digitized by Google

und des 1. Vagusastes, sich ihren Weg ins Innere des Nachhirns bahnen, und dass zu jeder von ihnen 3—4, auch mehr der massiveren Faserstränge aus der Vagusplatte sich begeben. Die Längsfaserstränge der weißen Substanz, welche durch das Eindringen der Vagusfasern einigermaßen verdrängt und verschoben werden, liegen dorsal von der Eintrittsstelle der Vagusfasern, werden aber auch nach innen gedrängt, so dass man sie in gekrümmter Richtung zwischen den Medullarzellen, die nach innen zusammengeschoben werden, und den eindringenden Fasermassen verlaufen sieht.

Nun ist es aber sehr bemerkenswerth, dass an der Glossopharyngeusmündung — denn so kann man die Eintrittsstelle seiner Fasern in das Nachhirn nennen — vor der Halbkugel der eindringenden Fasermassen sich noch eine andere Verbindung der Fasern und Zellen der Vagusplatte mit dem Medullarrohr bemerkbar macht, auf die hier hingewiesen werden muss.

An der äußersten vordersten Spitze der Glossopharyngeus-Vagusplatte ragt noch eine Anzahl Zellen, die ihren Ursprung aus der Kopfganglienleiste herleiten, in besonders accentuirter Weise hervor, schon ehe die Zellen der medialen Lamelle sich zu Fasern umwandeln. Diese Zellen nehmen keinen Theil an der Ausbildung der motorischen Fasern, scheinen sich vielmehr im Zusammenhang mit den dorsalsten Zellen der lateralen Lamelle der Vagusplatte zu halten. Gegen sie hin sind auch die Zellen der lateralen Lamelle gerichtet, wenn sie nach Zutritt der massenhaft aus den Ectodermwucherungen hervorgehenden Elementen ovale Gestalt annehmen, und ihr Plasma pfriemförmig sich in die Länge streckt — der Anfang der Faserbildung auch der lateralen Lamelle der Glossopharyngeus-Vagusplatte. Diese Zellen drängen sich so nahe an die weiße Substanz des Nachhirns und speciell ihrer Längsfasern, dass sie fast in dieselbe einwandern: man sieht aus ihnen Fasern hervorgehen, welche nicht in die vorderste halbkugelförmige Plasmamasse eindringen, vielmehr dorsal von dieser nach vorn verlaufen und sich unmittelbar den Längsfasern beimischen, welche in der weißen Substanz über dem Ein- resp. Austritt der motorischen Fasern gelegen sind (Taf. 13 Fig. 6 *LW* u. Taf. 14 Fig. 7—10 *α*). Zwei oder drei Schnitte ventralwärts treten erst die eigentlichen Fasern des Glossopharyngeus in das Nachhirn ein, gehen aber, abweichend von denen der folgenden Vagusäste, etwas nach hinten d. h. caudalwärts, dabei aber doch schräg von unten nach oben gerichtet (Taf. 13 Fig. 6 *Gl. W*), wie die Fasern des eigentlichen Vagus. An den weiter

Digitized by Google

ventralwärts folgenden Schnitten der Glossopharyngeusplatte sieht man die deutliche Trennung ihrer beiden, sie bildenden Lamellen: die mediale zeigt zwei oder drei Herde durchschnittener Fasern, die von unten nach oben verlaufen und von einer Reihe von Zellen und Kernen dicht umgeben sind — die äußere laterale Lamelle aber, deren Kerne und Plasmatheile schräg von außen und hinten nach vorn und innen gegen die weiße Substanz gerichtet sind und mit ihr verschmelzen, hat schräg durchschnittene Fasern und umgiebt in schmälerer Schicht von außen die motorischen.

Diese vordersten Fasern der Glossopharyngeus-Vagusplatte bilden, wie es scheint, die Wurzelfasern des gesammten N. lateralis und nehmen auch die Wurzelfasern der Schleimcanaläste des Glossopharyngeus und der vom eigentlichen Lateralis getrennt verlaufenden Schleimcanaläste oder sogenannten dorsalen Äste der vorderen Vagusganglien auf. Hierüber belehren am besten Querschnitte von Stadien, die schon etwas weiter entwickelt sind, als das eben beschriebene. Auf solchen Querschnitten sieht man, wenn man von vorn nach hinten die Schnitte prüft, das Folgende.

Der vorderste Schnitt, auf den es ankommt, ist eben derjenige, welcher die Einmündung der Lateralisfasern in das Nachhirn aufweist (Taf. 13 Fig. 11 u. 12 *LW*). Man erkennt die vorderste und zugleich dorsal höchste Partie der Glossopharyngeusplatte, die sich dem Nachhirn dicht anfügt und ein beträchtliches Bündel von Fasern in die Längsstränge übergehen lässt. Diese Fasern dringen in leichtem Bogen von unten nach oben ein. Unter dem Faserbündel folgt der Haupttheil der Glossopharyngeusplatte (Fig. 12 *Glph*), der dem Nachhirn noch dicht anliegt; auf dem folgenden Schnitt gehen aus der Mitte dieses Haupttheils Fasern in das Nachhirn ein. Diese Fasern gehen aber nicht mit dem zuerst erwähnten Bündel zusammen, bilden vielmehr den vordersten Theil der auf pag. 131 beschriebenen, halbkuglig vordringenden Fasermassen (Taf. 12 Fig. 13 *Glph. sens*) und sind wesentlich zahlreicher als die Fasern des Lateralis. Sie stellen die sensiblen Wurzelfasern des Glossopharyngeus dar; unmittelbar unter ihnen, z. Th. mit ihnen vermischt, treten auch die motorischen Wurzelfasern desselben Nerven vom Medullarrohr in die Glossopharyngeusbahn über. Diese drei Elemente lassen sich auch noch sehr gut auf den nächsten Schnitten aus einander halten, welche den Wurzelstrang des Glossopharyngeus zwischen Nachhirn und Ohrblase treffen. Die äußersten, der Ohrblase nächstliegenden Fasern (Fig. 14 *L*) gehören der Lateralisgruppe, die mittleren dem sensiblen und die

Digitized by Google

inneren dem motorischen Theil des Nerven an. Auf dem folgenden Schnitt, ventralwärts von der Ohrblase, wird das Ganglion angeschnitten; seine dorsalsten Fasern sieht man im Zusammenhange mit den Lateralisfasern des Wurzelstranges. Auch die folgenden Schnitte treffen das Ganglion des Glossopharyngeus — und einer davon seinen Schleimcanal- oder dorsalen Ast, der sich in einem nach oben concaven Bogen zwischen Ganglion und Ectoderm spannt und dort nach Art der oben beschriebenen Formationen sich peripherisch weiter entwickelt; seine Fasern kann man durch das Ganglion bis zur Wurzel am Nachhirn verfolgen.

Aber zu diesem Wurzelstrang tragen auch Fasern bei, welche nicht von den Schleimcanalbahnen des Glossopharyngeus, vielmehr von horizontal caudalwärts verlaufenden Fasern stammen. Sieht man nämlich die Schnitte an, welche auf die Einmündung der Glossopharyngeusfasern in das Nachhirn folgen, so gewahrt man an dem oberen äußeren Rande des durchschnittenen Wurzelstranges einen aus Kernen und quer durchschnittenen Fasern bestehenden Höcker, welcher auf dem caudalwärts folgenden Schnitte noch etwas an Umfang zunimmt. Die nächsten 5 oder 6 Schnitte treffen dann nicht mehr den Wurzelstrang des Glossopharyngeus, vielmehr nur das Stück der Vagusplatte, welches vom Glossopharyngeus bis zur 1. Vaguswurzel reicht und als schmale, horizontal gerichtete Platte neben dem Nachhirn liegt, ohne mit ihm eine Verbindung einzugehen. Das äußere Ende dieser Platte ist aber knopfförmig angeschwollen und stellt den weiteren Querschnitt jenes, aus Kernen und Fasern bestehenden Höckers dar, der einen Theil der Lateralisbahn vorstellt. Nach weiteren 2 oder 3 Schnitten ändert sich die Richtung der Vagusplatte: sie wird schräg, so dass der Knopf etwas tiefer steht als vorher; zugleich macht sich eine Zunahme seiner Fasern geltend, und unter ihm treten in der Platte Fasern auf. Der nächste Schnitt trifft nun den Vordertheil des Wurzelstranges des ersten eigentlichen Vagusastes und mit ihm die Fasern, welche aus seinem sogenannten dorsalen oder Schleimcanalaste sich dem Wurzelstrange des Lateralis einfügen, während die sensiblen und motorischen Wurzelfasern des Vagus I sich eben so, wie die des Glossopharyngeus zur Bildung eines großen Faserknäuels in das Nachhirn begeben. Auf diesem Schnitt sieht man, wie der Lateralishöcker beträchtlich zunimmt, offenbar durch den Zustrom der Fasern aus dem Schleimcanalast des Vagus I.

In dieser Weise wächst der Höcker auch noch weiter, rückt dabei aber immer tiefer, da die Ganglien des Vagus caudalwärts

Digitized by Google

in schräg absteigender Linie in die Vagusplatte einmünden. Nachdem aber Vagus II seine Schleimcanalfasern an ihn abgegeben hat, fängt die Zahl der durchschnittenen Faserbündel im Lateralis an abzunehmen, und an seiner äußeren Circumferenz treten statt ihrer erst einige wenige, dann aber immer mehr Zellen auf: die zu Ganglienzellen auswachsenden Zellen. Auch aus dieser Region gehen auf der langen Reihe von Schnitten, die caudalwärts auf einander folgen, noch mehrfach Äste von der Schleimcanalregion des Ectoderms in die Bahn des Lateralis über: es sind die Äste der hinteren Vagusganglien. Allmählich aber verschmälert sich das lange Lateralisganglion und geht an seinem Ende in mehrere, zunächst getrennte Faserstränge über, die sich dann allmählich verbinden und den eigentlichen Lateralis vorstellen, der nun theils innerhalb des Ectoderms der Seitenlinie, theils aus dem Zellverbande derselben heraustretend, caudalwärts bis zu jener Stelle verfolgt werden kann, an der noch keine distincte Faserbildung eingetreten, vielmehr das Ectoderm noch im Begriff ist, durch Wucherung seiner Zellen die dazu erforderlichen Elemente abzugeben.

Die Vagusplatte ihrerseits endet dorsal ebenso wie sie anfängt, d. h. mit einem Faserbündel. Aber während das vorderste Faserbündel, neben der Ohrblase gelegen, die Wurzel des sensiblen Lateralis bildet, stellt das hinterste, das schräg aus dem Rückenmark auf der Höhe des Somits *w* austritt und frontalwärts in die nur aus ein paar Zellen bestehende hinterste Partie der Vagusplatte übergeht, einen Wurzelstrang des motorischen Accessorius dar. Einige Schnitte weiter nach vorn treten weitere Fasern aus dem Rückenmark in diesen dünnsten Theil der Platte über, der nun allmählich anfängt, nach vorn zu an Fasergehalt zu gewinnen und auf dem Querschnitt eine unregelmäßig dreieckige Gestalt anzunehmen, mit der Spitze gegen das Medullarrohr. Dann aber tritt eine sonderbare Bildung auf, deren Beschreibung hier nicht übergangen werden darf. Von der oberen Ecke dieser dreieckigen Platte geht ein Zellstrang dorsalwärts, gerade nach oben (Taf. 13 Fig. 9 u. 10*a*); er geht genau von derselben Stelle aus, an welcher weiter vorn der Höcker sich findet, den die Lateralisfasern und ihre Kerne bilden; auf der linken Seite des vorliegenden Embryos findet er sich nur als eine einzelne Bildung, ist aber länger als rechts, wo sich zwei vorfinden, die auf einander folgen und etwas stärker sind. Was diese Zapfen bedeuten, weiß ich nicht, da sie aber nur wenige Schnitte nach dem letzten Vaguswurzelast folgen, also von dem Theil

Digitized by Google

der Ganglienleiste ausgegangen sind, welcher zwischen Vagusplatte und den vordersten Spinalganglien der Occipitalsegmente liegt, so gewinnt man den Eindruck, als sei hier ein letzter Rest derjenigen Zellen der Vagusplatte erhalten geblieben, der einstmals vielleicht zur Einmündung von Lateralisfasern gedient haben mag, ehe diese Fasern alle in einen großen Stamm und in eine einzige Wurzel gesammelt wurden.

## Zur Entwicklung des Lateralis bei *Heptanchus*.

Bei der Bildung des Lateralis der meisten Selachier sieht man häufig genug, besonders auf der vorderen Strecke, eine größere Zahl von losgelösten Ectodermzellen den bereits differenzirten Fasern anliegen. Diese Zellen liegen aber meist in einer Reihe **hinter** einander und immer auf der freien Innenseite des Lateralisstranges. Bei *Heptanchus* tritt eine Erscheinung auf, welche vielleicht mit diesen Zellreihen bei anderen Selachiern zu parallelisiren ist, zugleich aber auf Vermuthungen über die Bedeutung derselben führen könnte (Taf. 14 Fig. 1—3).

Bei einem Embryo von 16 mm Länge (XXV 52), bei welchem die Lateralisbildung bis zum 13. Somit hinter dem vordersten Vagusganglion angekommen ist (also nach der FÜRBRINGER-BRAUS-schen Terminologie bis zum 7. effectiven Rumpfsomit), findet sich neben dem Somit *w*, auf der Grenze zwischen ihm und dem folgenden Somit *x* jederseits eine Zellanhäufung, welche durchaus den Eindruck eines in Bildung begriffenen Ganglions macht (Fig. 1 u. 2 *LZH 1*). Die Zellanhäufung berührt auf der einen Seite die Cutislamelle des Somits, auf der anderen die nächstliegenden Fasern des Lateralis. Von dem davor liegenden Gesammtganglion des Lateralis ist es auf beiden Antimeren um die Länge eines Somits entfernt. Neben dem Somit *x* findet sich eine zweite Zellanhäufung (Fig. 1 u. 2 *LZH 2*), die in ihrer Gestalt von der vorhergehenden in so fern abweicht, als sie zunächst dem Lateralis noch dicht angefügt ist und ihm mit breiter Basis aufsitzt. Nach der Seite des Somits ist diese zweite Zellanhäufung abgerundet, aber von einer Membran gegen die Mesenchymzellen abgegrenzt, so dass ihre Zugehörigkeit und Herkunft aus Lateraliselementen gar nicht zweifelhaft sein kann.

Auch die beiden nächsten Somite *y* und *z* weisen noch ähnliche Zellen an der medialen Seite der Lateralisfasern auf, aber in geringerer Zahl und desshalb ähnlich dem Vorkommen solcher Zellen bei den anderen Selachiern. Es tritt aber hier bei *Heptanchus* der

Digitized by Google

metamerische Charakter dieser Zellanhäufungen hervor — und desshalb halte ich diese Zellanhäufungen für sehr interessant.

Dass es sich nicht um ein isolirtes, also vielleicht zufälliges Vorkommen derselben bei einem einzelnen Embryo handelt, beweisen der Embryo XXV 18 von 23 mm Länge und XXV 86 von 19,5 mm Länge. Bei dem ersteren, in Horizontalschnitte zerlegten Embryo findet sich auf der linken Seite außen von der Cutislamelle des Somits *y* wieder dieselbe Zellanhäufung, die den Lateralisfasern unmittelbar aufsitzt, und an den weiter folgenden Abschnitten des Lateralis hinter Somit *x* stößt man auf zwei geringere Anhäufungen von Zellen, die wiederum der Länge nach angeordnet sind. Auf der rechten Seite hat sich der Zellhaufen, der den Fasern des Lateralis anliegt, zu einem so vollkommen abgerundeten Gebilde gestaltet, dass Niemand zögern würde, es für ein Ganglion anzusehen, wenn es statt in der Bahn des Lateralis, vielmehr in der eines sensiblen Kopf- oder Spinalnerven sich fände.

Der Embryo XXV 86 ist in Querschnitte zerlegt: die Schnitte hinter der Querebene des 2. Vagusganglions zeigen sowohl die Querschnitte des eigentlichen Lateralisganglions, als auch der vielen von ihm ausgehenden, schräg nach oben gegen die Seitenlinienformation gerichteten Äste, die hier in 3—5 größere Faserstränge zusammengefasst caudalwärts laufen. An einem dieser Äste findet sich wiederum jenes Ganglion, auf dessen größtem Querschnitt ich nahezu 30 Zellen zähle.

Leider konnte ich keine größeren Embryonen als den von 23 mm Länge untersuchen, vermag also nicht mitzutheilen, ob diese Zellen wieder zu Grunde gehen oder zu einem wirklichen accessorischen Lateralisganglion sich entwickeln.

## Über eine specifische Verbindung des Glossopharyngeusganglions mit dem 1. Vagusganglion bei Embryonen von *Scymnus lichia*.

Eine außergewöhnliche Verbindung der in der Überschrift genannten Ganglien findet sich bei Embryonen von *Scymnus lichia*. Eine Zellbrücke spannt sich von dem oberen Theil des einen zum oberen Theil des anderen Ganglions aus. Die Brücke erscheint mehrere Zellen stark und gehört ihrer Provenienz nach zu den Ectodermplacoden, nicht zu den Elementen der Ganglienleiste. Sie liegt bei dem Embryo XXXI 6 dorsal von den Punkten, wo der

Digitized by Google

Ursprung der Schleimcanaläste aus den zugehörigen Ganglien stattfindet; auf der rechten Seite ist sie aber nicht vorhanden.

Bei dem Embryo 10 ist sie auf beiden Seiten vorhanden, sehr viel dünner als bei dem vorigen und etwas tiefer gelegen, unterhalb der Abgangsstelle des Schleimcanalastes. Es ist besonders auf der linken Seite deutlich zu sehen, dass es sich nur um einige wenige Zellen handelt, die diese Brücke bilden, und diese wenigen Zellen sind bereits in der Bildung einer Nervenfaser begriffen, denn man erkennt ihre pfriemförmige Gestalt und den charakteristischen hellglänzenden Cylinder in ihrem Plasma. Zugleich sieht man aber auch neben diesen Zellen histolytische Elemente, wonach anzunehmen ist, dass die ganze Bildung im Begriff ist, zu Grunde zu gehen.

In ähnlichem Zerfall zeigt sich diese Brücke bei dem Embryo 19, aber nur auf der einen Seite; auf der anderen fehlt sie, wie sie überhaupt bei anderen Embryonen derselben Größe völlig fehlt.

## 20. Die Schwann'schen Kerne, ihre Herkunft und Bedeutung. Erwiderung an A. von Kölliker.

Im Jahre 1891 veröffentlichte ich die 17. Studie zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers unter dem Titel »Nervenfaser und Ganglienzelle«. In dieser Studie kam es mir darauf an, an der Hand der Beobachtungen über die schrittweise Entwicklung der sogenannten Schleimcanalnerven den Beweis zu liefern, dass diese Nerven aus Zellketten hervorgehen und direct durch Prolification des Ectoderms der Schleimcanalanlagen gebildet werden. Ich schilderte die Entwicklung des N. buccalis, eines Astes des N. ophthalmicus superficialis, und des sogenannten Ramus dorsalis des Glossopharyngeus. Die wesentlichen Ergebnisse dieser Beobachtungen hob ich durch gesperrten Druck hervor, es waren die folgenden:

1. Die entscheidende Betheiligung des Ectoderms außerhalb des Medullarrohres und der Ganglienleiste an der Bildung der sensiblen peripherischen Kopfnerven (pag. 256).
2. Die aus dem Verbande des Ectoderms frei werdenden Zellen gesellen sich den verschiedenen Kopfganglien (sowie ihrer unmittelbaren Nachbarschaft) bei; das Auswandern von Ectodermzellen in die Ganglien- resp. Nervenanlage dauert ununterbrochen fort bis zur völligen Herstellung des ganzen Schleimcanalnervensystems (pag. 259).
3. Von einer Anlagerung oder gar Einlagerung von Mesodermzellen

Digitized by Google

in den faserigen Theil des Nerven ist eben so wenig die Rede, wie bei dem Ganglion. Die Kerne, welche der Nerv aufweist, sind entweder durch Prolification von Zellen des Ganglions oder durch Prolification der Ectodermzellen, denen das Ganglion angelagert ist, entstanden oder bereits aus beiden Provenienzen gemischt (pag. 261).

4. Die Zunahme der Zellen findet, abgesehen von den im Laufe des Nerven geschehenden Theilungen, an der Peripherie im Mutterboden der Schleimcanalanlage selbst statt (pag. 265).
5. In dem (durch künstliche Färbung) grauvioletten Plasma dieser Zellen bildet sich ein hellglänzender Cylinder, welcher durch die ganze Zelle zieht, rings von Plasma umgeben wird und sich an ein gleiches Gebilde der vorhergehenden und nachfolgenden Zellen anschließt. Diese hellen Cylinder trifft man aber nicht in den Zellen an, welche an dem Anfangstheil der Nerven, dicht am Boden der sich entwickelnden Schleimcanalpapillen, sich finden; sie treten erst an den weiter central gelegenen Partien der Nervenäste auf (pag. 280).
6. Die Kerne dieser aus den Schleimcanalanlagen hervorgehenden Nerven sind die SCHWANN'schen Kerne, die hellglänzenden Cylinder sind die Achsencylinder, das Plasma ist der Mutterboden der SCHWANN'schen und der später auftretenden Markscheide. Diese vier, den typischen Nerven bildenden Elemente sind ausschließliche Producte der zur Bildung der einzelnen Nervenfasern kettenartig an einander gereihten Ectodermzellen (pag. 281).

Gegen diese, nach sorgfältiger und ausgedehnter Arbeit gewonnenen Resultate erwuchsen in mir selbst nachträglich Zweifel, welchen ich bald nach geschehener Publication der 17. Studie in dem Anatom. Anzeiger, 7. Jahrg. pag. 348, unter dem Titel »die SCHWANN'schen Kerne der Selachierembryonen« einen übereilten Ausdruck gab. Diese Zweifel waren, wie ich leider zu spät einsah, wesentlich subjectiven Ursprungs, auf einer durch Überarbeitung, klimatische und andere Einflüsse herbeigeführten, nervösen Depression beruhend, wie ich deren bei der aufreibenden Arbeit und den complicirten Lebensbedingungen, welche meine Stellung an der Spitze der Zoolog. Station mit sich bringt, leider mehrfach zu erleben hatte. Die aus der Überarbeitung resultirende zeitweilige Abstinenz von aller wissenschaftlicher Arbeit verband sich mit anderen Motiven zu einer jahrelangen Unterbrechung meiner Forscherthätigkeit; und so geschah es, dass ich erst jetzt, nachdem ich vor drei

Digitized by Google

Jahren die Arbeit wieder aufgenommen habe, dazu gelange, auch die Frage der Nervenentstehung und der Bedeutung und Herkunft der SCHWANN'schen Kerne wieder zu behandeln. Auf die erneute Prüfung gestützt, kann ich nun die Resultate der 17. Studie in allem Wesentlichen aufrecht halten.

Gleich nach dem Erscheinen meiner beiden oben erwähnten Publicationen kündigte A. VON KÖLLIKER auf dem Münchner Anatomencongress einen Vortrag an unter dem Titel: »Über die Entwicklung der Elemente des Nervensystems, contra BEARD und DOHRN«. In den einleitenden Worten bezog sich KÖLLIKER gleich auf meinen überraschenden Frontwechsel in der strittigen Frage und richtete in Folge dessen seine Widerlegung nur gegen BEARD, der schon früher, wenn auch nicht so eingehend wie ich, dieselben Anschauungen mit Consequenz vertreten hatte[1].

KÖLLIKER bezieht sich nicht auf neue ad hoc angestellte Untersuchungen, fasst vielmehr nur die Ergebnisse einer älteren Arbeit[2] zusammen, welchen er aber die Erklärung vorausschickt, es könne hier nicht seine Aufgabe sein, auf eine ausführliche Widerlegung der BEARD'schen Ansichten einzugehen, er begnüge sich mit der Aufstellung der Hauptthatsachen, welche die Auffassung von BEARD als ganz irrthümlich erscheinen lassen und lehren, dass die von

---

[1] Ich benutze diese Gelegenheit, einer Beschwerde von J. BEARD gegenüber (Histogenesis of Nerve. Anat. Anz. 7. Jahrg. 1892 pag. 292) mein Bedauern darüber auszusprechen, dass ich in meinen Publicationen über Ganglien- und Nervenbildung unterlassen habe, wo meine Angaben und Auffassungen sich mit von ihm früher aufgestellten von vorn herein deckten oder nachträglich damit in Übereinstimmung traten, solche Übereinstimmung ausdrücklich hervorzuheben. Es konnte mir nicht in den Sinn kommen, durch meine jeweils abweichenden Ansichten »to discredit« BEARD's Arbeiten, da ich mir die dazu erforderliche Autorität nicht beimesse, BEARD's Arbeiten zudem so wohlbekannt sind, dass sie durch meine ausdrückliche Zustimmung weder an Credit gewinnen noch verlieren können. Dass BEARD's Ansichten über diese und andere Fragen vielfach mit meinen Grundanschauungen übereinstimmen, ist mir immer erfreulich gewesen, dass sich aber auch oft Unterschiede und Ansichtswechsel ergaben, die erst durch weitere Forschungen geschlichtet werden konnten, ist bei dem außerordentlichen Umfange der gesammten Probleme, die zu berücksichtigen sind, nicht zu verwundern. Möge BEARD davon überzeugt sein, dass ich seinen Forschungen, auch wo ich ihren thatsächlichen Voraussetzungen oder ihren theoretischen Zielpunkten nicht folgen kann, immer das ihnen gebührende Interesse entgegenbringe und mit Freuden die Selbständigkeit anerkenne, die BEARD fortgesetzt offenbart.

[2] Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeit. Wiss. Z. 43. Bd. 1885 pag. 1—40.

Digitized by Google

Remak, Bidder & Kupffer und Kölliker selbst schon seit vielen Jahren für die motorischen Fasern vorgetragene und später von Kölliker und His auch für die sensiblen Elemente nachgewiesene Entstehung der Nervenfasern die einzig richtige sei. »Dieser zufolge entstehen diese Nervenfasern, und auch diejenigen der höheren Sinnesnerven, einzig und allein aus Nervenzellen, in der Art, dass Ausläufer dieser Zellen den oder die Achsencylinder mit allen ihren Ausläufern bilden, zu denen dann oft noch eine Rindenlage als Nervenmark dazu kommt, während die Schwann'sche Scheide mit ihren Kernen eine von außen dazu kommende, mesodermatische Bildung darstellt« (Verh. Anat. Ges. 6. Vers. 1892 pag. 76).

Dem gegenüber hatte Beard Gelegenheit gehabt, von Neuem seinen Standpunkt in der Frage der Nervenentstehung zu präcisiren in seiner Arbeit »History of a transient nervous apparatus in certain Ichthyopsida« (Z. Jahrb. Abth. Morph. 9. Bd. pag. 394 ff.). Beard hält es für möglich im Hinblick auf einige Beobachtungen über das Auswachsen der Riesenzellen zu vergleichsweise beträchtlicher Länge ihrer Fasern und auf einige nicht näher bezeichnete »things in the development of the nerves of *Raja*, which seemed so far only explicable on the ‚process' theory but in a vast material only a few such«, dass beide Bildungsweisen, die Ausläufer- sowohl wie die Zellkettenbildung, vorkommen, und lässt es dahingestellt sein, ob die Bildung der Nerven durch Zellketten vorwiegend bei den Wirbellosen und niederen Wirbelthieren anzutreffen sei, während die höheren Wirbelthiere die Zellketten durch die Ausläuferbildung ersetzt hätten. Für die Selachier betont Beard in einem besonders gegen meine nachträglich geäußerten Zweifel gerichteten Absatz seine bestimmte Überzeugung, dass die Zellkettenformation die dominirende sei.

Ob eine solche Zwiespältigkeit der Bildungsweise bei Wirbelthieren angenommen werden darf, erscheint mir aber schon darum zweifelhaft, weil dann die Schwann'schen Kerne und Scheiden und Alles, was mit ihnen in Zusammenhang steht, in dem einen Falle vom Ectoderm, im anderen vom Mesoderm hergeleitet werden müssen — eine Eventualität, die wohl von keinem Gesichtspunkte aus annehmbar wäre. Denn auf Natur und Ursprung der Schwann'schen Kerne kommt es an, nicht darauf, ob die Faserlänge eines einzelnen Nervenzellbezirks mal länger mal kürzer sei. Es wäre ja wohl möglich, dass die einzelnen Gliedstücke der Nervenfasern bei verschiedenen Thieren sehr verschieden lang wären und darum doch Producte je einer Schwann'schen Zelle. Zudem scheinen auch gerade

Digitized by Google

die Beobachtungen KÖLLIKER's, welche an den Nerven von Froschschwänzen angestellt sind, der von BEARD angenommenen Scheidung innerhalb der Wirbelthiere zu widersprechen. Wie diese Widersprüche in den Ergebnissen der verschiedenen Forscher zu schlichten sind, mag dahingestellt bleiben — hier will ich aber noch einmal, auf Grund umfassender und erneuter Prüfung des Thatbestandes an den Schleimcanalnerven einer größeren Zahl von Selachierarten, die von mir mit Unrecht angezweifelten, wesentlichen Resultate meiner 17. Studie bestätigen und den damals kundgegebenen Thatsachen und Argumenten noch weitere und hoffentlich überzeugende beifügen.

Ich habe in der vorigen »Studie« einen Theil der Vorgänge dargestellt, welche bei den Selachierembryonen sowohl zur Bildung der Kopfganglien — speciell der Vagus- und Glossopharyngeusganglien — führen, als auch Schritt für Schritt die Bildung der Wurzelfasern dieser Ganglien und die ersten Anfänge des N. lateralis begleiten oder bedingen. Ich brauche nicht darauf hinzuweisen, dass diese wiederholte Untersuchung nicht nur die früher von BEARD und danach in eingehender Weise von mir in der 17. Studie geschilderte Bildung der Kopfganglien und ihrer sog. Rami dorsales, d. h. der Schleimcanalnerven durchaus bestätigt, sondern in mehr als einer Beziehung vervollständigt. Es hat sich dabei herausgestellt, dass, die embryonale Bildung des doppelschichtigen Ectoderms einmal gegeben, die späteren Ganglienzellen eben dieses Kopfganglions und ein Theil ihrer Wurzelstränge, welche in das Gehirn eindringen, durch Prolification der Zellen einer umgrenzten Stelle dieses Ectoderms entstehen (wobei wahrscheinlich blieb, dass an der Bildung der Wurzelstränge sich auch zellige Elemente der ursprünglichen Ganglienleiste betheiligen) und dass die gesammten peripherischen Stämme, Äste, Zweige und feinsten Fäserchen der Nerven, mitsammt ihrem ganzen großen Schleimcanalapparat, LORENZINI'schen Ampullen, SAVI'schen Bläschen etc. gleichfalls aus diesen ectodermatischen Zelldifferenzirungen hervorgehen. Eine Lücke in diesem gewaltigen Prolifications- und Differenzirungsprocess besteht nicht; auch kann man sehr gut beobachten, wie normale bindegewebige Umhüllungen für diesen ganzen, seiner Wesenheit nach ectodermatischen Apparat durch darauf gelagerte Mesodermelemente gebildet werden, dass aber diese Mesodermelemente die ectodermatischen, den embryonalen Nerven bildenden SCHWANN'schen Zellen eben so umhüllen, wie die Ampullen und Canäle des eigentlichen Schleimcanalapparates.

Digitized by Google

Der ganze nervöse Apparat der Schleimcanäle und der Seitenlinie ist, dieser Untersuchung zufolge, ein Product gewisser seitlicher Partien des Ectoderms, des Kopfes und des gesammten Rumpfes bis hinein in den Schwanz, hat also von Hause aus keine genetischen Beziehungen zu den Medullarwülsten, sogar nicht einmal zur Ganglienleiste, deren zellige Abkömmlinge sich, wie es scheint, nur an der Bildung der Wurzelstränge der Schleimcanalnerven und des Lateralis betheiligen und durch sie erst in einen Faserzusammenhang mit dem sogenannten Centralnervensystem und dadurch mit dem motorischen Nervenapparat gerathen.

Wir haben damit eine vorzügliche Gelegenheit gewonnen, das ontogenetische Zustandekommen nervöser Bahnen zu beobachten, deren Endstationen ziemlich weit von einander entfernt liegen, und können vielleicht eine Probe auf das Exempel machen, ob die geltenden Theorien über die Bildung nervöser Leitungsbahnen den Beobachtungsthatsachen entsprechen, die sich bei dieser Gelegenheit herausgestellt haben.

Als solche mehr oder weniger geltende Theorien sehe ich an 1) die REMAK-HIS-KÖLLIKER'sche Theorie vom Auswachsen der Nervenfaser, die sog. Ausläufertheorie und 2) die HENSEN-SEDGWICK-GEGENBAUR-FÜRBRINGER'sche Theorie von dem uranfänglichen, schon im Embryo bestehenden Faser- resp. Plasmazusammenhang zwischen Anfangs- und Endpunkt resp. centralen und peripherischen Endstationen einer primären Nervenbahn.

Der ersten dieser beiden Theorien zufolge wären in einem gewissen frühen Embryonalstadium die Leitungsbahnen zwischen dem Nachhirn und einer der LORENZINI'schen Ampullen unterhalb der Nase oder zwischen Nachhirn und einem der Sinnesapparate der Seitenlinie in dem Schwanz eines *Scyllium* enthalten in embryonalen Ganglienzellen der Ganglien des Facialis und des Lateralis; beide Bahnen sollen dadurch zu Stande kommen, dass diese Ganglienzellen Ausläufer treiben, deren einer in das Nachhirn einwachse und sich dort in dieser oder jener Weise mit andern Faserbahnen des Centralnervensystems in Contact bringe, während der andere Ausläufer sich an die Basalplatte der zugehörigen LORENZINI'schen Ampulle resp. des ihm zugedachten Sinnesorgans der Seitenlinie begebe und mit demselben seinerseits in Contact gerathe. Jede dieser Ganglienzellen mit ihren centralen und peripherischen Ausläufern würde danach ein selbständiges Neuron bilden.

Digitized by Google

Wann eine embryonale Ectodermzelle als Ganglienzelle angesehen und als solche bezeichnet werden soll, dürfte einigermaßen schwer festzustellen sein, und diese Schwierigkeit ist um nichts geringer bei den peripherischen als bei den centralen Ganglienzellen. Freilich die REMAK-HIS-KÖLLIKER'sche Theorie wird verhältnismäßig leicht damit fertig, denn eine Ganglienzelle giebt sich, ihr zufolge, als solche sofort zu erkennen, sobald sie einen (die centrale) oder zwei (die peripherische) Ausläufer bildet — und das soll ja schon sehr früh im Embryo geschehen. Leider aber haben weder HIS noch KÖLLIKER die Ontogenie der Schleimcanalnerven bei Selachiern bearbeitet, und so haben sie keine bestimmten Angaben darüber gemacht, wann Zellen des Facialis oder Vagolateralis als solche anfangen, ihre Ganglienzellnatur durch das Auswachsen ihrer Ausläufer darzuthun. Ich nehme an, beide Forscher würden keinen Werth auf die Unterscheidung legen, ob die Ectodermzellen, aus denen die Ganglienzellen des Facialis und des Lateralis hervorgehen, aus der sogenannten Ganglienleiste (HIS's Zwischenstrang) oder aus den Placoden (den Abkömmlingen des lateralen Kiemenectoderms) hervorgehen. Auch die Ganglienleiste, wie das ganze Medullarrohr sind ja Producte des Ectoderms.

Es ist mir nun noch nicht gelungen, unter den Zellen, welche die Ganglien des Facialis und des Vagolateralis bilden, diejenigen, welche wirkliche Ganglienzellen werden, von den übrigen zu einer Zeit zu unterscheiden, wenn von den Zellmassen der Ganglienleiste oder den mit ihr verbundenen Placoden-Zellderivaten sich zellige Brücken auszuspannen beginnen zwischen der mehr in das Innere und vom Ectoderm abgerückten Ganglienleiste und dem Ectoderm, von dem die Placoden ursprünglich abstammen. Dass diese zelligen Brücken sich aber genau eben so, wie die Zellmassen, welche sich als spätere Ganglien des Facialis und Vagus den Elementen der Ganglienleiste anschließen, aus dem Ectoderm abspalten, leidet keinen Zweifel — dass aus ihnen aber weitere Ganglienzellen hervorgehen, die sich nachträglich noch den Placodenderivaten im Bereich der Facialis- und Vagolateralisplatte anschlössen, kann wohl in Abrede gestellt werden.

Wenn also einmal diese Brücken zwischen den Ganglienplatten und dem Ectoderm ausgespannt, erstere also vom Ectoderm abgerückt sind, hört die Prolification von Ectodermzellen, die sich zu Ganglienzellen entwickeln könnten, eo ipso auf: alle späteren Ganglienzellen des Facialis resp. des Lateralis müssen entweder

Digitized by Google

durch autochthone Production und Theilung innerhalb der Ganglienplatten zu Stande kommen, oder aber es findet keine weitere Zunahme an Zahl der Ganglienzellen statt.

Welche Bedeutung können nun, im Lichte der Ausläufertheorie, diese Zellbrücken haben? Der Beobachtung zufolge wird aus ihnen die Bahn der Nervenstämme, die zwischen Schleimcanälen und Seitenlinie auf der einen Seite und Facialis-, resp. Lateralisganglion auf der anderen bestehen: welche Rolle können in diesen Nervenstämmen weitere Ectodermzellen spielen? Da es keine anderen ectodermalen Bildungen giebt, welche an dieser Stelle gleichzeitig mit den Schleimcanalnervenstämmen sich bilden, und da man diese Zellen schwerlich für die Bildung von Schuppen, Zähnen oder derlei in Anspruch nehmen kann, so werden die Anhänger der Ausläufertheorie nolens volens gezwungen sein, sie für »Mesenchym« zu erklären, oder aber geradezu ihren ectodermalen Charakter leugnen und in ihnen bereits mesodermale Scheidenelemente der späteren Nervenstämme erblicken.

Bekanntlich ist es bisher nicht gelungen, bei den Embryonen der bei Weitem größten Anzahl von Wirbelthieren in dem dichten Durcheinander von Embryonalzellen zwischen Mesodermzellen und isolirten Ectodermzellen irgend ein äußerlich sicheres Unterscheidungsmerkmal nachzuweisen. Dieser Umstand hat ja auch dazu geführt, dass die Kategorie des »Mesenchyms« neuerdings so in Aufnahme gekommen ist: lose Ectodermzellen, abgelöste Elemente der Ganglienleiste, austretende Medullarzellen, sich auflösende Urwirbelzellen — kurz Alles, was sich aus dem Verband fester und geschlossener Organanlagen zeitweilig loslöst und in den embryonalen Körper zwischen Ectoderm und Entoderm aufgeht, ist eo ipso Mesenchym, und man kann nur selten auf dem Wege differenzirender Färbung oder sonstiger Erkennungsmittel feststellen, welcher Natur und Herkunft derlei vagabundirende »Mesenchym«-Zellen eigentlich sind.

So kann man also mit Aussicht auf einigen, wenn auch nur vorübergehenden Erfolg leugnen, dass die Kerne, welche den zwischen Ectoderm und Kopfganglien sich ausspannenden, embryonalen Nervenstämmen angefügt sind, ectodermatischen Ursprungs seien, sie vielmehr im guten Glauben und im Einklang mit der Ausläufertheorie für Mesoderm erklären. Man hat auch bei allen sensiblen und motorischen Nerven bisher so gehandelt, und der Consensus omnium hat die wenigen dissentirenden Stimmen bis jetzt erfolgreich erstickt.



Digitized by Google

Es trifft sich aber für die Ausläufertheorie nicht gerade glücklich, dass die Selachier, die schon bei den ersten ontogenetischen Untersuchungen BALFOUR's den Ausgangspunkt einer Opposition gegen die geltenden Anschauungen bezüglich des Auswachsens der motorischen Nerven bildeten, durch die umfangreiche Ausbildung des Schleimcanalsystems auch für die sensiblen Nerven die Gelegenheit geben, den histogenetischen Anfangsprocessen in viel klarerer und zusammenhängenderer Weise nachgehen zu können, als bei irgend welchen anderen Wirbelthierembryonen. Während es bei keinem anderen Thier und bei keiner anderen Kategorie von Nerven gut gelingt, sowohl ganze Nerven als auch einzelne ihrer Nervenfasern in den verschiedenen Stadien ihrer Bildung und Entwicklung zu belauschen — denn in den viel erörterten Fällen der Nervenbildung im Amphibienschwanz kamen fast nur letzte Ausläufer sensibler Nerven zur genauen Beobachtung — so bieten die Schleimcanalnerven der Selachier ein sehr bequemes und zugleich übersichtliches Bild der Differenzirung der Stämme, Äste, Zweige bis in die einzelnen, isolirten Fasern; und Wer die Darstellung liest, welche ich in der 17. Studie von diesem Process gegeben habe, der wird mit mir darin übereinstimmen, dass die Schleimcanalnerven der Selachier ein vorzügliches Object für die Entscheidung der Frage liefern, ob die SCHWANN'schen Kerne ectodermalen oder mesodermalen Ursprungs sind.

Ich schilderte in der 17. Studie, wie durch fortgesetzte Theilung und Vermehrung der Ectodermzellen eines gewissen Bezirks — nenne man es nun Placoden oder Schleimcanalanlage — zunächst diejenigen Zellen abgegeben werden, welche sich der Ganglienleiste anlegen und die Elemente des späteren Kopfganglions bilden. Ich habe in der vorhergehenden Studie diese Processe für Glossopharyngeus und Vagus noch weiter specialisirt. Die Wucherung in diesem Bezirk des Ectoderms hört aber mit der räumlichen Trennung des Ganglions vom Ectoderm nicht auf: im Gegentheil, sie schreitet in ausgedehntem Maße fort und erfasst allmählich alle die Bezirke, welche die periphere Ausbreitung des späteren Schleimcanals bilden. Mit diesen Wucherungen, die hauptsächlich die innere Zellschicht des Ectoderms betreffen, geht eine Differenzirung der Zellen Hand in Hand — was ich auch schon in der 17. Studie (pag. 258—268) und eben so in der 19. Studie (pag. 110 ff.) genauer beschrieben habe — die Differenzirungen betreffen das Plasma dieser Ectodermzellen und leiten die Bildung der eigentlichen Nervenfasern, wie ich sie

Digitized by Google

erkannt zu haben glaube, ein. Es gestalten sich aus diesen Ectodermzellen, deren Plasma zunimmt und sich streckt, zusammenhängende Stränge; diese lösen sich vom Ectoderm ab, treten aus dem Verbande desselben heraus, bleiben aber an verschiedenen Stellen durch Zweige mit demselben verbunden, und an all diesen Stellen stülpt sich das Ectoderm allmählich ein und bildet die Anfänge je einer Ampulle; diese bleibt also von Anfang an mit dem sich entwickelnden Nerven, also auch mit dem Ganglion, in Zusammenhang. Dieser Zusammenhang zwischen Kopfganglion und Ampullenköpfen ist von Anfang an vorhanden und löst sich niemals: die Brücke, die ihn bildet, wird hergestellt durch Prolification einer großen Zahl von Ectodermzellen, aus denen erst die Placode, dann das Kopfganglion, dann der Stamm, die Äste und die Zweige der sogenannten Rami dorsales der Kopfnerven — resp. auch des Lateralis — und schließlich der ganze Apparat der Schleimcanäle, Ampullen und ihrer Gänge hergestellt werden.

Sollte also die Anschauung der Ausläufertheorie festgehalten werden, wonach die SCHWANN'schen Kerne mesodermatischen Ursprungs seien und sich erst nachträglich den feinen Fasern anlegen, so müsste für das Zustandekommen der Verbindung der Kopfganglien mit den Ampullen der Selachier ein anderer Modus erdacht werden. Es müsste angenommen werden, dass von den Ganglienzellen der Kopfganglien Ausläufer an das Ectoderm gingen, durch dasselbe hindurchwüchsen, im Augenblick aber, wo sie aus dem Verbande der sie anfänglich umgebenden Ectodermzellen frei werden und in den Zwischenraum zwischen Ganglion und Ectoderm gerathen, sofort von einer Menge von Mesodermzellen umgeben würden. Diese Mesodermzellen würden sich aber nicht nur hier und da einem auswachsenden Achsencylinder anlegen, in der Weise, wie es KÖLLIKER von den Nervenfäserchen des Froschschwanzes beschreibt, sondern sie würden sich, ich möchte sagen, in Vorrath dem allmählich sich ausziehenden Schleimcanalnerven zur Verfügung stellen. Dass diese Zellen, welche die supponirten Ausläufer der Ganglienzellen bis zum Ectoderm begleiten, sich durch ihr Gepräge und noch mehr durch ihren Reichthum an färbbarem Plasma gründlich von den umliegenden mesodermatischen Elementen auf den ersten Blick unterscheiden, wäre zwar auffällig genug, mag aber zunächst unberücksichtigt bleiben: es könnte ja sein, dass diese Zellen im Hinblick auf ihre Function als zukünftige SCHWANN'sche



Digitized by Google

Zellen bereits eine vorbereitende Differenzirung durchgemacht hätten oder sie in demselben Augenblick erreichten, in welchem sie, der Hypothese zufolge, dem von der Ganglienzelle her auswachsenden Achsencylinder sich anlagern. Nur müsste man freilich dann auch annehmen, dass diese vermeintlichen Mesodermzellen auch schon vorher in den Zellverband des Ectoderms eindrangen und dort bereits die Umscheidung des im Inneren des Ectoderms sich weiter anlegenden Nerven vornahmen.

Welche von diesen beiden Auffassungen der Nervenentstehung zu Recht bestehe, darüber haben die bisherigen Beobachtungen keine Sicherheit gegeben. Es kommt aber Alles darauf an, bei Wirbelthierembryonen die Entstehung und Entwicklung *solcher* Nerven zu verfolgen, die eine unzweifelhafte Entscheidung dieser fundamentalen Frage ermöglichen, ein *Aut-Aut* liefern.

Eine solche Situation scheinen nun in der That die Schleimcanäle in einem gewissen Stadium ihrer Bildung darzubieten, so lange sie noch einfache, obschon bereits zu größerer Länge ausgezogene Schläuche bilden, deren blindes Ende, die eigentliche Ampulle, etwas ausgedehnter ist und einen etwas größeren Durchmesser des Lumens als das Lumen der Gänge selbst besitzt, und so lange sie noch ohne die seitlichen Ausstülpungen bestehen, welche ihren Bau später vervollständigen. In solchen Stadien, also bei Embryonen von ca. 30—40 mm Länge, findet man sehr häufig, dass die nervöse Verbindung zwischen Ampulle und Ganglion, wenn man vom Stamm zu den Ästen, von diesen zu den Zweigen fortschreitet, auf eine Endverzweigung stößt, die factisch nur einer einzelnen Faser entspricht und dem Bilde entspricht, welches Hensen und Kölliker in ihren verschiedenen Publicationen von der Herstellung der Nervenfasern im Froschschwanze geben. Es kann demnach auch kein Zweifel darüber bestehen, dass die Kerne, welche diesen einzelnen Fasern der Schleimcanalnerven der Selachier angelagert sind, dieselbe Dignität haben, wie die, welche von Hensen und Kölliker als Schwann'sche Kerne bezeichnet werden, und von denen beide Forscher übereinstimmend behaupten, sie gehörten ihrer Provenienz nach dem Mesoderm an. Bestünde dieser Parallelismus zwischen Froschschwanznerven und Schleimcanalnerven zu Recht, so müssten auch die Kerne der Schleimcanalfaser mesodermatischen Ursprungs sein, eben so wie all die Kerne, welche den weiter centralwärts liegenden Zweigen, Ästen, dem Stamme und dem Ganglion selbst angehören mit Ausnahme der wenigen eigentlichen Ganglienzellen,

Digitized by Google

als deren Ausläufer Stamm, Äste, Zweige und somit auch die isolirten Fasern ja anzusehen sein sollen. Und hier treffen wir nun auf eine Situation, welche eben, wie ich oben sagte, die Gelegenheit für das Aut-Aut giebt.

Nach der Analogie der Bildungen, die HENSEN und KÖLLIKER beschreiben, sollte man erwarten, dass auch die Schleimcanalnerven als ganz dünne, aus einem schmalen, glänzenden Faden bestehende nackte Achsencylinder weiter verlaufen und sich verästelt oder unverästelt zwischen dem umliegenden Mesodermgewebe hindurch an die mehr oder weniger tief in den Innenraum des Kopfes eingestülpten und ausgezogenen Ampullenköpfe begeben, wo man sie denn entweder sehen oder auch nicht sehen könnte, je nachdem das Präparat gelungen ist. Was sich indessen nicht einmal, sondern viel hundertmal an den Schleimcanalnerven beobachten lässt, ist ein ganz anderes Bild.

Zunächst sieht man, dass die Kerne in immer kürzeren Intervallen auf einander folgen; dass sehr häufig Mitosen auftreten, und zwei Kerne von geringerer Länge dicht hinter, mitunter auch neben einander liegen; dass der Zellstrang selber homogen erscheint, und kein durchgehender hellglänzender Cylinder mehr in dem matteren Plasma der auf einander folgenden Zellen zu unterscheiden ist; dass dann eine Strecke folgt, in der die Kerne alle dicht auf einander folgen und sich sogar an einander abplatten, und dass schließlich der ganze Strang in eine etwas verbreiterte ovale oder kegelförmige Anschwellung mündet, welche an die Ampulle selbst anstößt, in sie einläuft (Taf. 15 Fig. 1—5, 14, 16). Die Kerne in dieser Anschwellung aber sind entweder cylindrisch, abgeplattet, oder rund; fast nie sieht man aber diese Anschwellung ohne eine oder mehrere Mitosen. Von ihr geht das Plasma an die äußeren Wandungszellen der Ampulle heran, und oft kann man Kerne der letzteren in diesen Anfangstheil der Anschwellung hineinragen sehen. Die Contouren des Stranges oder der Faser sind überall sehr scharf gegen das umliegende Mesodermgewebe abgegrenzt, so dass der ganze Strang, so schmal er auch sein mag, sich mit größter Bestimmtheit von den übrigen Elementen des Embryonalkörpers unterscheiden lässt (Taf. 15 Fig. 1). Die Länge einer solchen Faser ist natürlich sehr verschieden und hängt von der Localität und dem Entwicklungsstadium ab: bei dem Exemplar des *Pristiurus*, das ich dieser Beschreibung zu Grunde legte, finden sich Fasern, deren Ampulle in der Querebene des Aquaeductus vestibulae gelegen ist, die man aber in ihrem Verlauf

Digitized by Google

bis über das Auge hinaus verfolgen kann, wo sie allmählich mit anderen ähnlichen zusammentreten und einen Zweig des Ophthalmicus superficialis bilden. Auf gewissen Schnitten dieses Embryos, die nicht streng horizontal, sondern etwas schräg gefallen sind, erscheinen diese einfaserigen aber vielkernigen Nervenstränge so zahlreich, dass man an das Bild eines Bahnhofes erinnert wird, auf welchem eine Menge Schienen neben einander laufen, die aber alle durch Weichen zu einander in Beziehung stehen, in einander laufen und schließlich in ein Hauptgeleise, nämlich hier den Nervenast münden — so streng bleibt jede einzelne Faser auf dem Haupttheil ihrer Länge ihrem unverzweigten, gestreckten Laufe getreu (Taf. 15 Fig. 18) und mündet erst dann in Zweige, diese in Äste und diese in den Hauptstamm und in das Ganglion ein.

Noch längere durch Aneinanderstoßen einzelner SCHWANN'scher Zellen gebildete embryonale Nervenfasern weist die von einem 53 mm messenden Embryo von *Scyllium catulus* hergenommene Fig. 15 auf Taf. 15 nach, während Fig. 14 den überraschenden Umfang der kegelförmigen Platten eines Embryos von *Scyllium canicula* von 35 mm Länge zeigt.

Es ist nun außerordentlich leicht, sich eine große Zahl von Ampullen mit anhängenden Nervenfasern in den verschiedensten Stadien der Entwicklung vorzuführen, wenn man Schnitte durch die Schnauze der Embryonen führt. Die Schnitte können in jeder der drei üblichen Schnittrichtungen ausgeführt werden (Taf. 14 Fig. 14, 15) — immer wird man dabei eine große Zahl von Ampullen verschiedener Länge und Entwicklungshöhe in jeder Schnittrichtung treffen und sich über die Beziehungen der Ampulle zu der Anschwellung und dem folgenden Zellenstrang resp. Nervenfaser ein klares Bild machen können.

Die Ampullen eines solchen Embryos von 28 mm Länge trifft man in verschiedenem Entwicklungszustande, da sie nicht alle auf einmal, sondern nach und nach entstehen. Der vom Ectoderm nach innen gerichtete Gang einer solchen Ampulle zeigt ein sehr schmales aber scharf begrenztes Lumen; die Wandungen bestehen aus einer doppelten Lage von Zellen mit großen Kernen, die aber nicht durchaus so gelagert sind, dass sie wie zwei in einander steckende Cylinder, den Hohlraum umgeben, sondern sich mehrfach durch einander schieben, so dass die Wandung mitunter auch nur eine Zelle breit ist. Auf lebhafte Vermehrung derselben deuten vielfache Mitosen beider, besonders aber der inneren Schicht hin, wodurch das Längen-

Digitized by Google

wachsthum sehr befördert wird, da die Mitosen niemals eine Verdickung der Wandungen zur Folge haben.

Das blinde Ende des sich so einstülpenden Ectodermcanals ist nun die eigentliche Ampulle. Sie hat längliche oft fast kuglige Gestalt und den doppelten Durchmesser des Ganges, dem sie ansitzt. Bei seiner Erweiterung zur Ampulle verliert der Gang seine Doppelschichtigkeit, und die Zellen ordnen sich als einfaches Cylinderepithel an, sind desshalb auch bedeutend länger, als die Zellen des Ganges und mit convergirend nach dem Lumen zu gerichteter Spitze, während der breitere Boden den Zellkern aufweist. Das Plasma ist homogen und erscheint als eine grau gefärbte matte Substanz durch die ganze Zelle. Fast immer sieht man eine oder mehrere Mitosen auch in der eigentlichen Ampullenwandung und darf daraus schließen, dass der Zellzuwachs auch an ihr ein eben so reger ist, wie an dem Gange, dessen blindes, ballonförmiges Ende sie bildet. Während sich aber leicht erkennen lässt, wie der Gang zu seinem rapiden Längenwachsthum eine starke Zellvermehrung braucht, ist die Masse der Mitosen an der ballonförmigen Ampulle weniger klar zu verstehen, da sie an Umfang durchaus nicht in demselben rapiden Maße zunimmt, wie die Gänge an Länge wachsen. Fasst man aber das blinde Ende der Ampulle ins Auge, so gewahrt man, dass die einfache Wandung an dieser Stelle mehrschichtig wird, und dass ihre Zellen in den anhängenden Strang hineinwachsen (Fig. 2—5). Je kleiner die Ampulle ist, um so besser kann man erkennen, dass ein ununterbrochener Übergang zwischen dem Plasma der Ampullenzellen und dem breiten Ansatz des erweiterten Stranges stattfindet, und dass Kerne aus der mehrschichtigen Bodenplatte der ersteren in die breite Anschwellung des letzteren übergehen und auswandern. Der kritische Punkt liegt eben an dem letzten Ende der Ampullenwandung, wo die Cylinderzellen der inneren Schicht, die das Lumen umgiebt, an eine Anzahl mit runden Kernen versehener Zellen anstoßen, zwischen sie hineinragen, und wo gleichfalls zahlreiche Mitosen auftreten. Es bildet sich also gerade an dem äußersten Ende der Ampulle ein Prolificationsherd für ihre Wandungszellen aus; die Producte dieser Prolification aber gehen unmittelbar in die anhaftende Verbreiterung des Stranges über, welcher eben so ununterbrochen in den einfasrigen Nerven weiter führt (Fig. 1 u. 15—17).

Je nach dem Entwicklungsstadium und auch nach der Selachier-

Digitized by Google

art, an welcher dieser Process beobachtet wird, kann man nun auch einige Abänderungen dieses Grundprocesses wahrnehmen. Bei *Pristiurus* sieht man fast immer den Ansatz des Stranges als eine Art von Kegelfläche dem convexen Boden der Ampulle sich anfügen, so dass im Profil die Ränder der Ampulle in die des Stranges unmerklich übergehen (Fig. 2 u. 4). Bei *Scyllium catulus* ist dagegen meist eine Art von Einschnürung zwischen der Ampulle und der ovalen Verbreiterung des Stranges zu sehen, die oft durch die Conservirung von der Ampulle abgetrennt erscheint und dadurch an die Bilder erinnert, welche in gewissen Anfangsstadien der Bildung der motorischen Nerven bestehen und als Ganglien der motorischen Spinalnerven beschrieben werden. Bei älteren Stadien, wo die Zellvermehrungsthätigkeit der Ampulle offenbar eine sehr viel größere ist, nimmt die Verbreiterung des Stranges mitunter so zu, dass ihr Durchmesser den der Ampulle erreicht oder gar überschreitet. Auch ist die Theilung und Vermehrung der Zellen in der Bodenplatte der Ampulle oft so groß, dass die innere Schicht der Cylinderzellen wie unterbrochen erscheint, und runde Zellen sich dazwischen gelagert finden, von denen aus plasmatische Brücken zu dem Strange führen; auch sind gerade an diesen Verbindungsstellen viele Mitosen zu finden.

Es scheint somit unzweifelhaft, dass die Bodenplatte jeder Ampulle den Hauptproductionsplatz für die Zellen bildet, aus welchen der anhaftende Strang besteht; der Strang selbst aber setzt das Vermehrungsgeschäft mit ungeschwächten Kräften fort, so dass es Stadien giebt, bei denen seine basale Verbreiterung nicht aus 10 oder 20, sondern aus 100 und 200 oder mehr Zellen besteht (Fig. 14) und gewiss nicht mit Unrecht jenen oben genannten Ganglien verglichen werden kann, welche sich bei Embryonen von Selachiern und Ganoiden an der Basis der motorischen Spinalnerven zuweilen vorfinden.

All diese Zellen und Kerne schieben sich nun auf dem weiteren Verlaufe des Stranges in den verschiedensten Intervallen an einander vorbei, aber so lange sie als Theile des Stranges erscheinen, immer in größerer Nähe bei einander, als die den eigentlichen Nervenfasern angelagerten SCHWANN'schen Kerne sich finden. In dem Strange sieht man selten oder nie, dass ein Kern über das zugehörige Plasma hervorrage: sie sind vielmehr alle vom Plasma eingeschlossen, ja, die basale Erweiterung und selbst der ganze Strang machen manchmal den Eindruck, als wären sie eine verschmolzene Masse

Digitized by Google

von Plasma mit einem Syncytium von Kernen. Erst wo die Kerne seltener auf einander folgen, und ihr ihnen zugehöriges Plasma sich an beiden Enden mehr auszieht, da treten, im Profil gesehen, die Kerne, mitunter in leichter Wölbung, über den geraden Contour des verschmälerten Stranges hervor. An diesen Stellen findet sich denn auch der Beginn der Differenzirung eines hellglänzenden Stranges, welche inmitten des grauen Plasma, am Kern vorbeiziehend, beobachtet wird. Es ist aber wohl zu bemerken, dass auch hier diese Bildung nicht als eine continuirliche Faser sich darstellt, sondern an verschiedenen Stellen, meist aber in der Nähe der einzelnen Kerne am deutlichsten unterschieden wird, so dass man wohl annehmen muss, sie entstehe an vielen Stellen zugleich und verbinde sich erst nachträglich zu einem Gesammtgebilde, dem Achsencylinder (Fig. 17 u. 18). Je weiter centralwärts man diese einzelnen Stränge verfolgt, um so continuirlicher wird der hellglänzende Cylinder, bis er schließlich als Nervenfaser in einen Zweig des Gesammtnerven einläuft. Ob es aber überhaupt ein einheitlicher Achsencylinder sei, was als hellglänzender Strang optisch zur Erscheinung kommt, oder nicht vielmehr eine Anzahl bereits individualisirter Fibrillen, das bleibe weiterer Ermittlung anheimgestellt: die genauere Prüfung der Querschnitte solcher Stränge macht es sogar wahrscheinlich, dass bereits früh solche Fibrillen in den einzelnen SCHWANN'schen Zellen in Mehrzahl gebildet werden und den Kern zu umgeben scheinen (Taf. 15 Fig. 9—13).

Wer diese immer und immer wiederkehrenden Bilder vorurtheilslos ins Auge fasst, wird kaum Zweifel empfinden, dass zwischen denjenigen Kernen und Zellen, welche den als Achsencylinder bereits deutlich erkennbaren, die letzte Verzweigung bildenden Ausläufer des Nerven einscheiden, und denjenigen, die sich an dieselben anschließen, in ihrem Plasma aber noch keinen Achsencylinder erkennen lassen und bis zu den ovalen oder runden Kernen und Zellen des basalen Zellhaufens gehen, kein anderer Unterschied obwaltet, als dass jene schmaler erscheinen als diese, weil sie stärker in die Länge gezogen sind. Aus demselben Grund sind auch die Kerne lang und cylindrisch, und umgiebt das Plasma in dünnerer Schicht den bereits erkennbaren Achsencylinder, ohne dass dieses Plasma und diese cylindrischen, Kerne außerhalb der feinen Membran befindlich wären, welche das ganze Gebilde vom umgebenden Mesoderm abtrennt. Wenn die langen, cylindrischen Kerne

Digitized by Google

und das sie umgebende Plasma, welches den darin befindlichen Achsencylinder einscheidet und außen eine feine Membran bildet, wirklich SCHWANN'sche Zellen und Kerne sind, sich aber nach der traditionellen Auffassung vom Mesoderm her auf den Nerven, der als Ausläufer einer Ganglienzelle gedacht wird, aufgelagert haben sollten, so müssten auch die sich daran anschließenden Zellen und Kerne, welche von dieser einzelnen Faser bis zur zugehörigen Ampulle gehen, gleichfalls als vom Mesoderm herrührend angesehen werden, und es müsste angenommen werden, dass sie entweder einen zwar nicht wahrnehmbaren aber doch latent vorhandenen feinsten Achsencylinder umgeben, oder aber ein Leitgebilde darstellen, das dazu bestimmt ist, die Bahn des weiter auswachsenden Nerven vorzuzeichnen. Im ersten Falle wäre es erstaunlich und mit den Wahrnehmungen, welche HENSEN und KÖLLIKER beschreiben, schwer zu vereinigen, dass die Zahl der zur Einscheidung des feinen Nerven bestimmten Zellen eine so außerordentlich große ist; ein hinreichender Grund für eine so große Zahl ist nicht erfindbar, da doch an den viel größeren und stärkeren Nervenzweigen viel weniger Zellen ausreichen, die Achsencylinder einzuscheiden. Im zweiten Falle wäre es fast noch erstaunlicher, dass Umhüllungszellen in Masse und im Vorrath auftreten und sich zu einem Strange zusammenlegen für ein Gebilde, das noch gar nicht vorhanden ist und, wenn es schließlich erscheint, so sehr viel geringer an Volum als der Strang selber ist. Auch ließe sich gar nicht absehen, wesshalb er im Vorrath angelegt werden musste, da doch Mesodermzellen überall vorhanden sind, welche sowohl das Ectoderm und die sich eingestülpten Ampullen und Schleimcanäle umgeben, als auch das Terrain bilden, durch welches die, der Voraussetzung zufolge, vom Ganglion her auswachsenden Nervenfasern auf Schritt und Tritt vordringen müssen, um zu ihrem Endorgane zu gelangen. Es bliebe dabei auch unerklärt, wesshalb diese von vermeintlichen Mesodermzellen ausgehende Strangbildung in nächster Nähe der Ampulle zu einer Verdickung anschwellen musste, wenn es sich doch nur darum handelte, Umhüllungszellen für feinste Ganglienzellausläufer vorzubilden; und eben so unerklärt bliebe es, wesshalb die den Ampullen nächstgelegenen Zellen dieser Verdickung mit ihrem Plasma — von dem die übrigen Mesodermzellen alle keine Spur aufweisen — in unmittelbaren Zusammenhang mit den Bodenzellen der Ampulle treten mussten.

Digitized by Google

Nun könnte man ja sagen, dass HENSEN und KÖLLIKER die Bildung gewöhnlicher sensibler Nerven im Froschschwanz beobachtet haben, nicht aber homologe Schleimcanal- oder diesen verwandte Seitennerven; Unterschiede könnten also wohl bestehen. Aber diese Unterschiede können schwerlich bis zu der Consequenz treiben, dass die SCHWANN'schen Kerne und Zellen sich in ihrer Entwicklungsweise bei der einen Kategorie der Nerven ganz anders als bei der andern betragen sollten; weisen doch die fertigen Nerven beider Kategorien keine wahrnehmbaren Unterschiede auf, und lassen sich doch auch bei den Selachiern feine letzte Ausläufer und Verästelungen von einfachen sensiblen Nerven in Menge, sogar dicht neben den Schleimcanalfasern beobachten, welche genau so aussehen, wie diese dünnsten, der Breite nach nur einen SCHWANN'schen Kern aufweisenden, vereinzelten Fasern. Nur darin unterscheiden sich diese feinen sensiblen Fäserchen von jenen, dass man sie nicht in ihrem Laufe verfolgen, also nicht feststellen kann, woher sie stammen, wohin sie gehen, wie die Phasen ihrer fortschreitenden Entwicklung sich gestalten. Gerade darin aber liegt der Vorzug der Schleimcanalnerven, dass man sie auf jeder Stufe ihres Entstehens, ihrer Entwicklung und in ihrem definitiven Bau mit größter Deutlichkeit auf Schnitten verfolgen und mit jeder Behandlungsweise bei den verschiedenen Arten der Selachier immer wieder auffinden und vergleichen kann.

Wollte man zu Gunsten resp. zur Bestätigung der Schlussfolgerung, dass dieser Zellstrang zwischen der Ampulle und dem letzten wahrnehmbaren Ausläufer der Ganglienzelle mesodermatischen Ursprungs sei, die directe Beobachtung aufrufen, so müsste man die Bildung dieses Stranges nach rückwärts aufsuchen und würde dabei zu constatiren haben, dass von Anfang an, d. h. von der Zeit an, da die Placodenbildung im Ectoderm beginnt, das Ectoderm dieser Regionen fortgesetzt in starker Thätigkeit bleibt und durch Theilung und Differenzirung seiner Zellen zu erkennen giebt, dass hier wesentliche Vorgänge stattfinden, während das Mesoderm keinerlei absonderliche Zeichen von Veränderungen erkennen lässt. Es kann keinen Zweifel leiden, dass an all den Stellen, wo im Laufe der späteren Entwicklung Papillen und Ampullen sich zeigen, Kerntheilungen und plasmatische Veränderungen der inneren Schicht des Ectoderms sich als die ersten sichtbaren Spuren derselben zu erkennen geben, und dass zwischen diesen Kernvermehrungen und plasmatischen Ansammlungen und den späteren Anhäufungen von Zellen am Boden der Ampullen, aus welchen jene Zellstränge her-

Digitized by Google

vorgehen, keine Unterbrechung durch irgend eine aus anderer Quelle stammende Zellvermehrung zu constatiren ist. Also eine wahrnehmbare, auf die Bildung solcher Zellstränge gerichtete, specifische Vermehrungsthätigkeit des Mesoderms ist nicht zu beobachten; wo aber eine dichtere Ansammlung von Mesodermzellen an dem inneren Contour des Ectoderms zu sehen ist, handelt es sich fast immer um eine Zusammendrängung der vorhandenen Elemente durch die Wucherung und das nach innen sich Vorwölben des Ectoderms, welches die Einstülpung der Papillen und Ampullen vorbereitet.

Nun bliebe noch die Möglichkeit übrig, die Zellstränge, welche von den Ampullen zu den Nerven gehen, als mesodermatischen Belag für Nerven zu erklären, welche aus der Ampulle gegen das Ganglion statt von dem Ganglion zur Ampulle hinwachsen und latent in dem Strange enthalten seien. Mit einer solchen Annahme wäre freilich zunächst das Fundament der Ausläufertheorie erschüttert, denn die Nervenfasern sollen ja eben als peripherische Enden der Ganglienzellen angesehen werden. Freilich trennen sich bei dieser Frage die Auffassungen von Kölliker und Hensen; Ersterer steht mit His auf dem exclusiven Anschauungsboden der Ausläufertheorie, während Hensen für den von Hause aus ununterbrochen zu denkenden Zusammenhang zwischen Endorgan — hier also Sinneszelle der Ampullen — und Ganglienzelle plaidirt, so dass die Faser sich als Brücke durch den ganzen Kopf des Thieres bis zum Ganglion des Trigeminus resp. des Facialis etc. erstrecke und damit eben sowohl der Endzelle als der Ganglienzelle zugehöre. Hensen schließt dabei ausdrücklich die Möglichkeit einer Verschmelzung von zwischenliegenden Zellen aus (vgl. Arch. Path. Anat. 31. Bd. 1864 pag. 67). Für die Verhältnisse der Entwicklung der Schleimcanalnerven ergäbe sich dadurch die Deutung, dass im Inneren jener Zellstränge, welche von der Ampulle ausgehen, eine Anzahl von latenten nervösen Fäserchen angenommen werden müssten, die mit den Bodenzellen der Ampulle in Zusammenhang ständen, durch die Zellstränge hindurchgingen und in einen Nervenzweig einliefen, der nachweislich ein einzelner embryonaler Achsencylinder ist, dessen Einscheidung durch einzelne, in bestimmten größeren Zwischenräumen auf einander folgende, hinter aber nicht neben einander liegende Schwann'sche Zellen besorgt wird. Nun bilden aber diese Bodenzellen der Ampulle, im Moment, wo sie als kleine Einsenkung im Ectoderm auftritt, noch entfernt nicht diejenigen Zellen, deren Natur

Digitized by Google

als Sinnesepithel erst nachher, nach völlig abgeschlossenem Differenzirungsprocess, klar wird und welche mit Nervenfibrillen in Zusammenhang stehen sollen. Man kann das sogar nicht einmal von denjenigen Zellen behaupten, welche den Boden der Ampulle in einem Stadium bilden, wenn die Schleimcanäle bereits eine ansehnlichere Länge erreicht haben: alle diese embryonalen Zellen des Ampullenbodens stehen in fortgesetzter Zellvermehrung, und noch deutet kein Umstand darauf hin, dass wir es mit dem Endpunkt dieser Differenzirung zu thun haben. Wenn also einige dieser Zellen von Anfang an durch Plasmabrücken mit den Ganglienzellen des Trigeminus oder des Facialis etc. verbunden bleiben sollten, so müssten sie sich schon vielfach getheilt oder der Länge nach gespalten haben, und dann bliebe es schwer zu verstehen, dass man nichts, aber auch gar nichts von dem Vorhandensein ihrer anhaftenden Fasern sehen könnte; merkwürdig aber müsste es doch auch bei einer solchen Voraussetzung bleiben, dass derart latenten Fasern eine so große Zahl von Mesodermzellen angelagert würden — und ganz besonders schwierig zu verstehen bliebe es, wie diese zahlreicheren Endfasern sich von dort wieder in einem Achsencylinder zusammenfinden, wie er doch nun einmal auf gewissen mittleren Stadien der Entwicklung zwischen Ampulle und Ganglion besteht, und dort nur eine geringe Zahl hinter einander folgender einscheidender Schwann'scher Zellen aufweist.

Hensen ist sich der Schwierigkeit dieser Annahmen für seine Auffassung auch wohl bewusst gewesen (l. c. pag. 68), hat sich aber durch das zweischneidige Argument zu helfen gesucht, die Ausläufertheorie begegne genau denselben Schwierigkeiten und müsse gleichfalls eine Längsspaltung der Nerven annehmen. Balfour hatte zwar Hensen's Auffassung principiell anerkannt, aber nicht zugeben können, dass beobachtbare Processe sie erhärteten; er nahm vielmehr an, dass auch die Schleimcanalnerven centrifugal an ihre Endorgane heranwüchsen. Sedgwick hat schließlich versucht, den Riss durch die Annahme zu überbrücken, dass sämmtliche Embryonalzellen mit einander in plasmatischer Verbindung stünden, und dass so die Hensen'sche Auffassung gestützt werden könnte — eine Auffassung, der sich zur Vermeidung der Annahme einer ursprünglich getrennten Anlage von Nervenwurzel und Endorgan, besonders für die motorischen Nerven, dann auch Gegenbaur und Fürbringer anschlossen.

Fragen wir nun aber unbefangen, ob irgend eine zweifellose

Digitized by Google

Thatsache existire, welche den sicheren Beweis liefere, dass die SCHWANN'schen Zellen und Kerne irgendwo de facto als mesodermatischen Ursprungs anzusehen, jede andere Provenienz für sie auszuschließen sei, so werden wir sehr bald erkennen, dass eine solche Thatsache nirgends existirt, dass vielmehr sämmtliche in dieser Richtung bestehende Behauptungen nur auf Annahmen beruhen. Dass dem so sei, werden wir nun auch von Neuem festzustellen in der Lage sein, wenn wir zunächst die Argumente ins Auge fassen, welche von KÖLLIKER gegen BEARD und mich gerichtet wurden (Verh. Anat. Ges. 6. Vers. 1892 pag. 76 ff.).

Das erste Argument lautet: »Wie HENSEN und ich gezeigt haben, sind die ersten, im Schwanzsaume von Batrachierlarven auftretenden Nervenfasern alle kernlose, feinste, verästelte Fädchen.«

Dieses Argument beweist weder für noch gegen die mesodermatische Natur der SCHWANN'schen Zellen, da der Länge von Ausläufern embryonaler Nervenzellen, seien sie nun einfache Nervenzellen oder sogenannte Ganglienzellen, gar keine vorbestimmten Grenzen gesteckt sind, HENSEN aber ausdrücklich annimmt, dass diese feinen Ausläufer wenigstens zum Theil als Stücke der Hornblattzellen anzusehen seien, welche Stücke somit ihren Kern und plasmatischen Mutterboden in der Epithelzelle und nicht in der Ganglienzelle fänden; erst die centralere Partie dieser Nervenfäden würde als Theil der centralen Ganglienzelle anzusehen sein. HENSEN erörtert (l. c. 67) die großen Schwierigkeiten, welche ihm zufolge der Thatbestand im larvalen Froschschwanze für die Ausläufertheorie bildet, und giebt durchaus zu, die eigentliche Entwicklung der ursprünglich nackten Nervenfasern nicht beobachtet zu haben. Kerne hat er an den dicksten Nervenstämmen dicht an der Wirbelsäule und nahe am Rumpf wahrgenommen, später auch peripher. Diese Kerne gehören (l. c. pag. 60) »dünnen, blassen, äußerst langgestreckten Zellen an, welche den Achsencylinder so einscheiden, dass er in ihrem Inneren zu laufen scheint. Diese Zellen geben nicht anders Ausläufer ab, als da wo ein Nervenzweig abgeht, und hängen nicht mit den Parenchymzellen [d. h. also gewöhnlichen Mesodermzellen] zusammen. Früher schien es mir, als wenn sie aus letzteren hervorgingen, aber ich muss das nunmehr bezweifeln. Ich glaube jetzt, dass die Zellen von der Achse her an den Nerven entlang wachsen. In keinem Falle kann ich mich REMAK's Angabe anschließen, als wenn in dem anfänglichen Nerven die Kerne und Scheide mit angelegt seien« etc.

Digitized by Google

Was HENSEN gehindert hat, sich dieser REMAK'schen Auffassung anzuschließen, erfahren wir leider nicht, ich vermuthe aber, dass die Ableitung der Spinalganglien aus dem mittleren Keimblatt, die REMAK annahm, der Hinderungsgrund für HENSEN's richtige Überzeugung war, die Nerven müssten durchaus vom Hornblatt d. h. vom Ectoderm abstammen. Sehr ausführlich argumentirt HENSEN dann gegen die Meinung, die feinen Nervenfasern könnten an den Parenchymzellen enden. Obwohl man derlei Bilder oft vor sich habe, so sei es doch sicher, dass viele Fasern nicht an Parenchymzellen ihr Ende fänden, vielmehr an das Epithel herangingen.

Man muss diese Argumentation lesen, um den Gegensatz zu ermessen, in welchem mit den HENSEN'schen Angaben steht, was GOETTE in seiner »Entw. d. Unke« pag. 516 von diesem Verhältnisse sagt. GOETTE lässt die feinsten Nervenfasern dadurch entstehen, dass von den größeren Stämmen durch eigenthümliche histologische Sonderung Zellbahnen des Bildungsgewebes (= dem HENSEN'schen Parenchymgewebe) dem Nervensystem angepasst würden, mit anderen Worten, dass Mesodermzellen zu Nervenfasern würden durch Verbindung mit den bereits bestehenden größeren Nervenstämmen, wodurch es dann natürlich sehr leicht wird, derlei umgebildete Mesodermzellen überall enden zu lassen, am Epithel, an Hautsinnesorganen, Drüsen und Muskeln. Es ist desshalb wichtig, mit GOETTE's eigenen Worten festzustellen, woher sein »interstitielles Bildungsgewebe« stammt; dabei ergiebt sich, dass, »während die Anlagen der Ganglien mit den sich ihnen anschließenden Nervenstämmen sich unzweifelhaft in früher Zeit aus histologisch indifferenten Embryonalanlagen absondern, ihre peripherischen Fortsetzungen eben so unzweifelhaft nicht aus einer Ausdehnung, einem Wachsthum jener Anlagen hervorgehen, sondern dadurch entstehen, dass Theile des ursprünglich von verschiedenen Embryonalanlagen gelieferten, dann durch Dotterbildungszellen wesentlich vermehrten interstitiellen Bildungsgewebes sich jenen ersten Bildungen anschließen« (l. c. pag. 478). Auf pag. 490 aber schließt GOETTE Muskeln, Ganglien und Nervenstämme von den verschiedenen Embryonalanlagen aus, welche das Material zu dem interstitiellen Bildungsgewebe geben. Ob ein solches negatives Verdict indessen heute noch volle Geltung beanspruchen darf, mag wohl in Zweifel gezogen werden, ohne dabei im geringsten der Sorgfalt und Beobachtungsschärfe GOETTE's zu nahe zu treten. Wie GOETTE gewiss mit Recht gegenüber KÖLLIKER die Schwierigkeiten betont, welche die Kleinheit und Undeutlichkeit der Embryonalzellen bei Amnioten

Digitized by Google

solchen Untersuchungen darbietet, so möchte ich auf die bekannten Nachtheile hinweisen, welche durch den Dotterreichthum der Embryonalzellen bei den meisten Amphibien gegenüber den viel klareren und deutlicheren Verhältnissen der Selachier gefunden werden, und es desshalb für mehr als zweifelhaft erklären, ob die Abwesenheit von Ectodermabkömmlingen im interstitiellen Bildungsgewebe der Amphibien wirklich mit Bestimmtheit ausgeschlossen werden könnte, und ob nicht Elemente der Ganglienleiste oder anderer nervenbildender Embryonalzellen so oder so sich dem Mesoderm beimischen, wie es unzweifelhaft bei Selachiern geschieht.

Goette erhebt aber gewiss berechtigten Widerspruch gegen die Folgerungen der meisten Autoren aus ihren Beobachtungen an den durchsichtigen Schwänzen der Froschlarven, weil diese Beobachtungen fast durchweg an viel zu alten Larven angestellt seien. »Wer die Nervenanlagen nicht als einen Theil des Bildungsgewebes, als ein Netz von vielstrahligen Zellen, sondern als ein bereits gleichmäßiges Fadennetz kennen lernt, kann ihre Verwandtschaft mit den Sternzellen, mögen sie nun mit diesen Resten des Bildungsgewebes noch verbunden sein oder nicht, beliebig leugnen oder behaupten, dies aber nicht begründen.« Das ist gewiss richtig und bezieht sich nicht bloß auf die Angaben der Autoren über den Ursprung der Nervenfasern, sondern auch der sie begleitenden Kerne, resp. der Schwann'schen Scheiden, über deren Herkunft eben viel klarere Bilder entscheiden müssen, als Amnioten und auch Amphibien sie überhaupt bieten. Denn wie unklar auch die Anuren sind, geht wohl am besten aus dem Umstande hervor, dass Goette selber in der Entwicklung der Unke die Spinalganglien und ihre Nervenstämme, eben so wie Remak, aus den »Segmenten« (d. h. den Somiten oder Urwirbeln) und nicht aus dem Ectoderm ableitet (l. c. pag. 534). Wo das bei moderneren Untersuchungsmethoden noch zweifelhaft erscheinen kann, müssen eben sehr ungünstige Verhältnisse die Beobachtung des wirklichen Thatbestandes beeinflusst haben.

Aus allen diesen Gründen kann ich somit dem ersten Einwurf, den Kölliker an der eben genannten Stelle Beard und mir macht, keine irgend wie ausreichende Beweiskraft beimessen und wende mich zum zweiten, welcher lautet:

»Im weiteren Verlaufe treten an diesen Fädchen erst einige wenige, weit abstehende, im Verlaufe jedoch immer zahlreicher werdende Kerne auf, die als von außen aufgelagerte Mesodermzellen zu deuten sind.«

Digitized by Google

Und das war eben die Frage! Dass KÖLLIKER die Verhältnisse so deutet, beweist noch nicht, dass in dieser Deutung nicht ein Irrthum unterlaufen, und dass nicht Andere geneigt sein könnten, in diesen Kernen Abkömmlinge von Ectodermzellen zu sehen. KÖLLIKER eben so wenig wie die übrigen Autoren haben bei ihren Beobachtungen constatiren können, dass sich derlei Zellen und Kerne de facto der Nervenfaser an- resp. auflagern und sie dann auch nach Weise der SCHWANN'schen Zellen allmählich einscheiden, — und doch müsste das hier oder dort mal zur Beobachtung gekommen sein, wenn ein solcher Vorgang wirklich existirte. Vergleicht man, was KÖLLIKER in seinem Aufsatz aus dem Jahre 1886 über die Bildung der SCHWANN'schen Zellen und Kerne sagt, so wird man nirgends eine unzweifelhafte Angabe über thatsächlich in dieser Richtung gemachte Beobachtungen finden. KÖLLIKER schreibt zwar l. c. pag. 5: »Wenn an den Stämmen die SCHWANN'sche Scheide durch eine Anlagerung von Zellen sich bildet, wie bestimmte Thatsachen wohl unwiderleglich darthun —« ich weiß aber nicht, wo diese bestimmten Thatsachen niedergelegt und ob sie unwiderleglich seien. Auch bei der größten Achtung vor den Aussprüchen eines Veteranen wie Prof. v. KÖLLIKER darf man doch auf sachliche Beweise in einer so tief greifenden Streitfrage nicht Verzicht leisten. KÖLLIKER sagt auch (l. c. pag. 3) »— — ich gebe nach meinen jetzigen Erfahrungen HENSEN in so fern Recht, als die jüngsten Larven an ihren Schwanznerven anfangs gar keine Kerne besitzen. Dann treten in der Nähe der Achse vereinzelte Kerne auf, welche später je länger je mehr auch an den Ästen und schließlich selbst nahe an den letzten Endigungen erscheinen. Dass die Kerne dieser jungen Nerven später zu denen der SCHWANN'schen Scheide sich gestalten, ist ganz sicher und kann man somit nach unseren jetzigen Anschauungen über den Bau der fraglichen Scheide mit HENSEN weiter annehmen [!], dass diese Kerne Zellen angehören, die auf die primitiven Fasern sich auflagern [!]. Immerhin sei Angesichts der Bestimmtheit, mit der HENSEN sich ausspricht, bemerkt, dass weder eine Isolirung der Zellen, noch der Nachweis etwaiger Grenzlinien derselben bis jetzt gelungen ist.« KÖLLIKER fragt dann aber Angesichts dieser Angaben: »Woher stammen nun diese Elemente, die später unzweifelhaft zur SCHWANN'schen Scheide sich gestalten? Querschnitte von Batrachierlarven lehren, dass die Wurzeln der Rückenmarksnerven bei ihrem Austritte aus dem Mark noch keine kernhaltige Scheide besitzen, dass dieselbe erst außerhalb des Markes



Digitized by Google

von außen daran kommt. Die Frage ist somit, ob diese Scheide an den Stämmen selbständig auftritt und von da nach der Peripherie weiter wuchert, wie HENSEN vermuthet, oder ob dieselbe überall in loco sich unabhängig bildet.« Und nun erörtert KÖLLIKER das Pro und Contra dieser Alternative. So brauchbar nun auch diese Argumente sein mögen — eine unbezweifelbare Sicherheit geben sie schon darum nicht, weil die Möglichkeit der Beimischung ectodermaler Abkömmlinge inmitten des interstitiellen Bildungs- oder Parenchymgewebes, oder, wie ich kürzer sagen will, des Mesoderms nicht ausgeschlossen ist, von denen ebenso, wie von den embryonalen Ganglienleisten resp. Placoden der Selachier abgelöste Elemente sich dem Mesoderm auch bei Amphibien beigemischt haben können, und weil das spätere Auswandern von Medullarzellen mit den Kernen bei den motorischen Wurzeln nicht ins Auge gefasst worden ist. Unter keinen Umständen aber treffen wir bei den Darlegungen KÖLLIKER's oder HENSEN's auf factische Nachweise über unzweifelhaft mesodermatische Herkunft der SCHWANN'schen Zellen.

KÖLLIKER hebt in weiterer Begründung seines 2. Satzes hervor: »dass in gewissen Fällen solche kernhaltigen Stellen sich als einseitige Auflagerungen erkennen lassen«, und verweist auf die Figur 5 seiner Abhandlung in der Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Ich habe eine Menge ähnlicher Anlagerungen auch bei peripherischen sensiblen Nerven-Endverzweigungen der Selachierembryonen gesehen, daneben freilich auch in noch größerer Zahl die normalen, cylindrischen Kerne. Ob jene Auflagerungen aber wirklich SCHWANN'sche Kerne sind, waren oder werden, ist durch nichts erwiesen. Es ist selbstverständlich, dass auch an feinste Nervenfäden wie an alle übrigen Organe sich Zellenkerne und Zellenausläufer von Mesodermelementen anlegen können, ohne desshalb SCHWANN'sche Kerne oder Zellen zu sein oder zu werden; zu welchen Kategorien jene von KÖLLIKER abgebildeten Kernmassen gehören, bleibt also dahingestellt — einen bündigen Beweis für die These der Anlagerung der SCHWANN'schen Zellen kann ich darin um so weniger sehen, als ja auch das Zugrundegehen SCHWANN'scher Kerne nicht ausgeschlossen ist, und die sonderbare Form und Beschaffenheit jener auf der Figur 5 dargestellten Anlagerungen eher den Eindruck anomaler Bildungen, als eigentlicher Kerne machen. Im Übrigen ist es ja auch sicher, dass in gewissen Präparaten auch die wirklichen SCHWANN'schen Kerne der dünnsten plasmatischen Nerven-

Digitized by Google

fasern fast immer den Eindruck des Angelagertseins machen, da der Achsencylinder durch die Länge der ganzen Zelle geht, und der Kern, im Profil gesehen, als ovale Anschwellung an einer Seite sich vorwölbt. Wenn nun aber auch, was ich gar nicht bezweifle, Mesodermzellen sich an die feinsten Ausläufer der Nerven ansetzen, so liegt das eben daran, dass diese Zellen wie Alles Übrige so auch die Nerven umgeben und desshalb auch mit ihnen an den verschiedensten Stellen in Contact treten können; zwischen einem solchen Angelagertsein und einer wirklichen plasmatischen Einhüllung und Einscheidung ist aber doch ein großer Unterschied. Desshalb will es auch nichts Entscheidendes bedeuten, wenn gelegentlich in solchen, den feinen Nerven angelagerten oder mit ihnen in Contact stehenden Zellelementen Pigmentkörnchen sich finden: die können sehr wohl aus der Nachbarschaft an oder auf die einscheidende Zelle gekommen sein, ohne ihr von Hause aus anzugehören.

Das dritte Argument KÖLLIKER's besagt: »an bereits dunkelrandig gewordenen feinen Nervenfasern treten an den Einschnürungsstellen feinste, kernlose, verzweigte Fäserchen als Äste des Achsencylinders auf (l. c. Fig. 9), die im Laufe zu neuen reichen Verzweigungen sich gestalten, die kernhaltige Stellen besitzen, wodurch vielleicht am schlagendsten bewiesen wird, dass die Nervenfasern nicht aus Zellreihen hervorgehen«. Dieses Argument bietet einige Zweifel und Unsicherheiten sowohl dem Inhalt als der Form nach. Dass Nerven resp. Achsencylinder sich verästeln können, ist um so weniger zu leugnen, als der banalste Augenschein, auch an dem Schleimcanalnervensystem, diese Verästelung in außerordentlichem Umfange nachweist. Dass also verästelte Achsencylinder, dass Schlingen und Anastomosen vorkommen, bleibt selbstverständlich. Wenn aber an solchen Schlingen, Anastomosen und feinsten Verästelungen sich weiterhin »kernhaltige Stellen« finden, so beweist das noch nicht, dass die betreffenden Kerne an- oder aufgelagert sind. Das könnte nur dann als Beweis angesehen werden, wenn von vorn herein zugestanden oder der Nachweis gelungen wäre, dass der Achsencylinder in seinem ganzen Verlaufe von der Ganglienzelle bis zum peripherischen Endorgan und mit all seinen Verzweigungen nur die Verlängerung eben dieser einen Ganglienzelle wäre. Das ist aber gerade erst zu beweisen, kann also nicht als Voraussetzung angenommen werden. Wenn der peripherische Nerv nach BEARD und mir — und einer immer größer werdenden Zahl anderer Forscher — aus einer Anzahl mit einander verbundener Zellen



Digitized by Google

besteht, so könnten derlei Verzweigungen eben so gut bestehen, aber anders zu Stande gekommen sein, z. B. durch Theilungen SCHWANN-scher Zellen, deren Plasma in einer anderen Richtung, als in der des bestehenden Achsencylinders, einen neuen Achsencylinder bildete, welcher, von der Verbindung zweier SCHWANN'scher Zellen abgehend und dort mit dem bestehenden Nerven seine Verbindung herstellend, in senkrechter oder anderer Richtung durch das Mesoderm zöge und bei seinem ausgedehnten Wachsthum erst an einer weiter entfernten Stelle seinen Kern zeigte. Eine solche Theilung der SCHWANN'schen Zellen wird ja auch von KÖLLIKER, HENSEN etc. angenommen, freilich ohne dass dabei aus dem Plasma der auf diese Weise neu entstandenen Zelle auch ein neues Stück Achsencylinder hervorginge. Meinerseits sehe ich auch nicht die geringste Schwierigkeit in der Annahme, dass solche Nervenzellen, sich vom Ectoderm oder von den embryonalen Nervenzellen loslösend, frei im Mesoderm existiren und, allmählich zu Fasern auswachsend, mit ihren freien Enden sich an benachbarte Nerven ansetzen und so neue Zweige und sogar netzförmige Verästelungen und Anastomosen bilden. Eine solche Annahme hat mindestens eben so viele Möglichkeit, ja, Wahrscheinlichkeit wie die des Auswachsens einer einzelnen Ganglienzelle durch die oft außerordentlichen Räume und Entfernungen des Ganglions von dem Endpunkte seiner Fasern und lässt sich vielleicht noch leichter in unsere herkömmlichen Auffassungen einreihen, als die Annahme GOETTE's von der durch Contact geschehenden Umwandlung des »interstitiellen Bildungsgewebes« in Nervenfasern, oder als HENSEN's Hypothese von der fortgesetzten Längsspaltung der von Hause aus bestehenden und sich immer weiter ausziehenden Faser zwischen Ganglienzelle und ectodermatischen Sinneszellen.

Wenn KÖLLIKER an vierter Stelle sich auf die Verhältnisse der motorischen Nerven bei Vögeln und Säugethieren beruft, welche aus kern- und zellfreien Bündeln feinster markloser Nervenfäserchen und einer Hülle von mesodermatischen Zellen bestehen, die erst nach und nach in das Innere hineinwachsen, so kann das wiederum in gewissem Sinne als Petitio principii angesehen werden. Ich kann mich dem gegenüber auf die von mir selbst, von BEARD, VAN WIJHE, BALFOUR u. A. beobachteten Verhältnisse bei der Entstehung der motorischen Nerven der Selachier berufen, denen bei ihrem allerersten Erscheinen sofort Kerne beigemischt sind, über deren Herkunft allerdings dieselben Zweifel geltend gemacht werden können, welche ich u. A. den Angaben KÖLLIKER's, HIS' u. A. entgegenstelle.

Digitized by Google

Ich habe desshalb auch in den drei letzten Jahren meine Aufmerksamkeit der histogenetischen Entstehung der motorischen Nerven wieder zugewandt und habe an den feineren motorischen Nervenwurzeln der Occipitalsegmente und des Abducens von Neuem Gelegenheit gehabt, das Auftreten der allerersten Spuren derselben zu beobachten. Nur wenn man annehmen will, dass Zellen und Kerne des Mesoderms in den Zellverband des Medullarrohres erst eingewandert sind, ehe sie wieder mit den Wurzeln austreten, lassen sich die Kerne, die den ersten Ausflüssen der motorischen Wurzeln beigemischt sind, als Mesodermkerne in Anspruch nehmen — sonst nicht. Nun steht es ja fest, dass Mesodermelemente in das Medullarrohr einwandern, zur Bildung der Blutgefäße. Aber das findet wesentlich später statt, als die ersten plasmatischen Ausflüsse zur Bildung der motorischen Nerven geschehen, und hat schließlich einen physiologisch-morphologisch begreifbaren Grund, denn die Gefäße brauchen Wandungen, die nur aus Zellen des Mesoderms geliefert werden können. Wozu aber Mesodermzellen sich in das Medullarrohr erst eindrängen sollten, um dann in beträchtlicher Zahl und unter Mitosenbildung mit den Plasmaausflüssen des Medullarrohrs wieder auszutreten — das bliebe unverständlich. Wenn Achsencylinder, wie es nach KÖLLIKER und vielen Anderen bei den höheren Thieren geschehen soll, ohne vorhergehende Einwanderung von Mesodermzellen austreten können, und wenn sich erst nachträglich Mesodermzellen an dieselben anlagern sollen, so wäre es sonderbar zu behaupten, dass bei den Selachiern erst eine latente Einwanderung derselben in den Zellverband des Medullarrohres angenommen werden müsse, um die auswandernden Kerne als Mesodermelemente ansehen zu dürfen. Eine solche Einwanderung beobachtet zu haben, wird Niemand behaupten wollen — es besteht auch gar kein Zwang zu einer solchen Annahme, da doch Mesodermzellen genug um das Medullarrohr herumliegen, die eben so die Achsencylinder der Selachier einscheiden könnten, wie es bei den Amnioten geschehen soll. Mit Ursprungszeugnis versehen sind natürlich die Kerne nicht, welche mit den ventralen Plasmaausflüssen als erstes Stadium der motorischen Nerven aus dem Vorderhorn des Medullarrohres austreten, und so mag man meinethalben weiter bezweifeln, dass sie ectodermalen Ursprunges seien — Wer aber die sehr übersichtlichen Präparate von Selachiern gesehen hat, wird schließlich die Zweifel überwinden und in diesen auswandernden Kernen Medullarkerne erblicken. Aber vielleicht dient auch hier eine Betrachtung dazu,

Digitized by Google

die Gegensätze der Beobachtung und der Auffassung zu mildern. Es ist charakteristisch für die Anfänge der motorischen Nerven der Selachier, dass sie überhaupt nicht als »Bündel feinster markloser Nervenfäserchen, sogenannter nackter Achsencylinder« austreten, sondern dass sie, wie ich das schon früher mehrfach hervorgehoben habe, als Plasmamassen, oder, wie ich es nannte, als »plasmatische Ausflüsse« den Verband des Medullarrohres verlassen, in welchen Ausflüssen erst später sich Achsencylinder durch Differenzirung des Plasmas bemerkbar machen. Es wäre also nicht unmöglich, dass bei den Amnioten die Differenzirung des Plasmas der Medullarzellen bereits im Innern des Medullarrohres vor sich ginge, die Achsencylinder als feinste Fäserchen austräten, eine große Strecke als solche durch das Mesoderm hindurch bis zu den Muskelfasern auswüchsen, und dass erst spät die dazu gehörigen Zellen und Kerne aus dem Medullarrohr austräten, so dass sie in Folge dieses späten Austretens als Mesodermzellen und Kerne aufgefasst werden könnten. Denn dass bei den Selachiern Medullarzellen SCHWANN'sche Kerne, Scheiden und all die übrigen Producte derselben bilden, bei den Amnioten aber dieselben Gebilde von Mesodermzellen hergestellt würden, wird, ich wiederhole es, wohl Niemand für wahrscheinlich halten. Dass aber auch bei Selachiern die Ausläufer von Nervenzellen sehr lang und fein gerathen und als solche wie marklose Nervenfasern der höheren Thiere erscheinen können, geht aus den Wurzelfasern z. B. des Vagus und Glossopharyngeus sowie des N. lateralis hervor, die vielfach — aber nicht ausnahmslos! — als kernlose feinste Fasern in das Medullarrohr hinein wachsen und, wie ich auf pag. 131 der 19. Studie dargestellt habe, sogar die »Gerüstzellen« und Kerne des Medullarrohres vor sich herschieben und als ein Knäuel solcher feinster Fasern sich dann den Faserbahnen des Hinterhirns beimischen, ohne dass mehr als hier und da einmal einzelne Kerne sich sehen ließen. Es wäre also nicht unmöglich, dass ähnliche Verhältnisse bei den motorischen Fasern der Amniotenembryonen sich ereignen, und die peripherischen Enden zunächst als besonders lange feine Fäserchen austreten, ehe die Kerne nachfolgen.

Von den Argumenten, welche KÖLLIKER aus der Beschaffenheit und der Entstehungsweise der Nervenbahnen des Centralnervensystems entnimmt, sehe ich hier um so lieber ab, als ihre Beweiskraft zunächst keine directe ist, und ich an anderer Stelle darauf zurückzukommen hoffen darf. Ich lasse mir hier daran genügen, die

Digitized by Google

direct vom peripherischen Nervensystem hergenommenen Argumente KÖLLIKER's als keineswegs einwandsfrei charakterisirt zu haben.

Mit dem Fallenlassen der Ausläufertheorie, auf Grund der bei der ontogenetischen Entstehung der Schleimcanalnerven beobachteten Thatsachen, ist nun aber durchaus nicht die Anerkennung der HENSEN-SEDGWICK-GEGENBAUR-FÜRBRINGER'schen Theorie vom uranfänglichen, schon im Embryo bestehenden und festgehaltenen Faser- oder Plasmazusammenhang zwischen Anfangs- und Endpunkt, resp. centralen und peripherischen Endstationen einer primären Nervenbahn involvirt.

Bekanntlich ward HENSEN zur Aufstellung dieser Theorie gedrängt durch die Unwahrscheinlichkeiten, die sich in seiner Vorstellung der Annahme der Ausläufertheorie entgegenstellten (HENSEN 9 pag. 67).

Es ist lehrreich, sich den Anfang dieser jetzt so weit verbreiteten und so eifrig vertheidigten Lehre gegenwärtig zu halten. Es heißt a. a. O. pag. 66:

»— Wir wollen nunmehr noch einmal zur Entwicklung der Nerven zurückkehren und fragen, ob gar nichts zu finden ist, was über die Entwicklung der nackten Nervenfasern Aufschluss giebt.«

»Die Bildung der Nerven selbst kam nicht zur Beobachtung, da diese schon in den frühesten Stadien in proportionirter Menge sich nachweisen ließen, dass jedoch die Nerven sich nicht aus verwachsenden Zellen bilden, war sicher genug zu constatiren.« (Von mir gesperrt gedruckt!)

»Es liegt nun zunächst nahe, den neueren Forschungen über die Entwicklung der Longitudinalstränge des Rückenmarks entsprechend, anzunehmen, dass die Nerven zu irgend einer Zeit von den Ganglienzellen des Rückenmarks aus in die peripherischen Theile hineinwachsen. Es hat diese Annahme, abgesehen davon, dass noch nirgends das wachsende Nervenende selbst gesehen ward, ungemeine Schwierigkeiten für unsere in Rede stehende Localität. Die auswachsenden Nerven können schwerlich dicker sein, als die dicksten Nervenstämme, die man in der ersten Zeit der Schwanzbildung wahrnimmt, diese sind aber noch so fein, dass 30 von ihnen noch kaum die Dicke gewöhnlicher Achsencylinder erreichen. Solche Nerven sollen nun Strecken von $^1/_{10}$ mm und darüber in sehr gestrecktem Verlauf ohne Anhaltspunkte durchwachsen und merkwürdiger Weise sich dabei nicht in der Mitte, sondern in dem Epithelsecret ganz dicht an der Oberfläche halten, bis sie sich endlich in noch weit feinere Zweige auflösen. Wenn

Digitized by Google

nun diese nur ein Netzwerk bildeten, wäre die Sache noch einfacher, da aber jeder schließlich in eine Epithelzelle geht und das, bei den Sinnesorganen wenigstens, in ganz genauer Vertheilung, so müsste man hier Kräfte völlig ungewohnter und räthselhafter Art ins Spiel ziehen.«

Diese Kritik der Consequenzen der Ausläufertheorie, zusammen mit der vermeintlichen Sicherheit, an das Zustandekommen der Nerven durch verwachsende Zellen sei nicht zu denken, drängt nun HENSEN dazu, eine dritte Art möglicher Nervenbildung zur Erwägung vorzulegen. Diese dritte Art ist aber die Vermuthung: »dass die Endzelle der Nerven zu keiner Zeit von dem Ursprungsganglion getrennt sei, sondern durch einen Faden, den Nerven, stets mit einander im Zusammenhang bleibe .... Wenn wir einmal willkürlich den Beginn der Achsenplatte oder der Primitivrinne als Anfang dieses Processes setzen, so würden von diesem Zeitpunkt an die Zelltheilungen im Hornblatt, in der Achsenplatte sich nicht mehr ganz vollenden, sondern es würde jede Zelle mit der Schwesterzelle im Zusammenhang bleiben .... Wenn jedoch diese Zelle sich von Neuem theilt, spaltet sich auch ihr Verbindungsstrang mehr oder weniger vollständig. Diese letztere Annahme der Spaltbarkeit der Nerven konnte Bedenken erregen, aber wenigstens ist sie ganz eben so unumgänglich, wenn wir ein Auswachsen annehmen, denn mit dem Wachsthum des Schwanzes und der Vermehrung der Endapparate würde vernünftiger Weise auch eine Spaltung angenommen werden müssen .... Die getheilten Nerven rücken dann mit der Zeit aus einander, ein Vorgang, der mit den Wachsthumsverhältnissen des ganzen Parenchyms sich genügend erklärt. Wenn nun jede Theilung eine unvollkommene ist, führt das, wie man leicht sieht, mit der Zeit zu einem unendlichen Netzwerk von Fasern. Wenn ich annehme, dass von diesem Netzwerk nur dasjenige zurückbleibt, und sich erhält, was für den Körper verwendbar ist und benutzt wird, die nicht thätigen Wege atrophiren, so würde das der natürlichen und gangbaren Anschauung entsprechen und zugleich mit dem übereinstimmen, was wir von der Einrichtung des Nervensystems wissen.«

Nach dieser Auseinandersetzung bemüht sich HENSEN dann, einige Schwierigkeiten der Hypothese wegzuerklären, was meiner Meinung nach nicht ganz gelungen ist; dann aber, pag. 71, heißt es wörtlich: »Wenn die Embryologen von einem Auswachsen der Nerven in die Extremitäten hinein sprechen, so heißt das doch weiter nichts als,

Digitized by Google

dass zu einer gewissen Zeit der Nerv als Ausläufer des Marks sichtbar wird. Dieser Befund kann bei der absatzweisen Beobachtung, die wir üben müssen, sich völlig so erklären, dass, nachdem durch die Vermehrung der Endorgane die vorhandenen Nerven genügend vermehrt sind, nachdem sie durch das Längenwachsthum der Extremität selbst lang geworden und sich dichter an einander gelegt haben, sie nunmehr als besonderer Gewebszug klarer hervortreten. Ein eigentliches Auswachsen, ein wirkliches Aufhören der Nerven an irgend einer Stelle seines späteren Verlaufes hat noch Niemand gesehen. Die Erfahrungen über Nervenregeneration sprechen nun allerdings entschieden genug dafür, dass die Nerven die Fähigkeit haben, auszuwachsen. Wenn sie dann in vorgebildeten Bahnen auf einen gleichfalls des Endapparates ermangelnden anderen Nerven stoßen, können sie sich mit ihm organisch verbinden. Aus diesem Verhalten lässt sich jedoch noch kein Beweis für eine physiologische Bildung der Nerven durch Auswachsen ziehen.« Und dann schließt HENSEN seine Auseinandersetzung mit folgendem durch gesperrten Druck hervorgehobenen Ausspruch: »Ich bezweifle, dass irgendwo vom Centralorgan oder im Centralorgan Nerven frei auswachsen, um ihren physiologischen Endapparat zu suchen, und sich mit ihm zu verbinden, denn die Thatsachen gestatten die Annahme, dass alle Nerven durch unvollkommene Trennung der Anfangs- und Endzellen entstanden sind.«

Es wird Niemand leugnen, dass diese Hypothese geschickt ausgedacht und dargestellt sei; ihr Wachsthum und Umsichgreifen beweist, wie viele Resultate der späteren Forschung mit den von ihr aufgestellten Gesichtspunkten sich auszugleichen gesucht haben. Wir werden weiterhin erörtern, wie sich die motorischen Nerven im Lichte der HENSEN'schen Hypothese verhalten — hier will ich sie mit den Thatsachen confrontiren, welche die beobachtbare Entwicklung der Schleimcanalnerven ergeben haben.

Es kann keinen Augenblick in Zweifel gezogen werden, dass diese Thatsachen mehr mit den HENSEN'schen Grundanschauungen harmoniren, als mit der Ausläufertheorie. Die fortgesetzte Theilung von Zellen des Hornblattes, die HENSEN voraussetzt, wird durch die fortgesetzte Prolification repräsentirt, welche seitens des Ectoderms zunächst in Gestalt der Bildung der Placoden, dann der Zellenbrücke zwischen Ectoderm und Ganglien zur Herstellung der Stämme der sogenannten dorsalen oder Schleimcanalnerven vor sich geht, um

Digitized by Google

dann innerhalb des Ectoderms selbst weiter fortzuschreiten und schließlich an den ins Innere des Embryonalkörpers sich einstülpenden Ampullen ununterbrochen weiter fortzufahren bis zur Herstellung des ganzen Zellmaterials, das wir zur Bildung all der Äste, Zweige und letzten Ausläufer eines Schleimcanalnervensystems kennen gelernt haben. Von der HENSEN'schen Vorstellungsweise trennt uns aber erstens das nachträgliche Einwachsen der später als Wurzeln benannten Ausläufer dieses ganzen Nervensystems in das Centralnervensystem, und zweitens die Natur des scheinbaren Syncytiums, die dies ganze Nervensystem annimmt zufolge der meines Erachtens beobachtbaren Thatsache der Verschmelzung unzähliger Ectodermzellen zur Herstellung der Achsencylinder dieses ganzen Nervenfasergebietes.

Um der HENSEN'schen Vorstellung sich anzunähern, müsste für die Bildung der Schleimcanalnerven nur noch genauer festgestellt werden, welches die erste Ectodermzelle sei, die bei der Placodenbildung in Zusammenhang mit den Zellen der Ganglienleiste tritt, und ob für dies Zusammentreten sich noch ontogenetische Zwischenglieder irgendwelcher dauernden oder vorübergehenden Art auffinden lassen, die zwischen Placoden und Ganglienleiste phylogenetisch nähere Beziehungen annehmen lassen. Gelingt ein solches Bestreben nicht, so muss davon Abstand genommen werden, zwischen dem lateralen Nervensystem — als welches im Gegensatz zum spinalen die eigentlichen aus den Placoden herrührenden Kopfganglien und die von ihnen ausgehenden peripherischen Nerven anzusehen sind — und dem spinalen sowohl wie dem centralen einen Leitungszusammenhang, wie ihn HENSEN postulirt, als primordial vorauszusetzen; vielmehr würde das laterale Nervensystem als ein dem centralen primordial coordinirtes anzusehen sein, und desshalb auch kein uranfänglicher Faserzusammenhang, sei es nach HENSEN'scher oder SCHWANN'scher Auffassung, zu erwarten sein. Wenn trotzdem im Embryo schon ein Einwachsen von Ausläufern der lateralen Zellkettenfasern in das Centralnervensystem stattfindet, so lässt sich doch feststellen, dass es sich um ein nachträgliches Eindringen solcher Fasern in den Complex der autochthonen Faserbildung des Centralnervensystems handelt, nicht um ein Ausziehen oder auch nur um eine Kettenbildung zwischen lateralen Ectoderm- und centralen Medullarzellen. Es ist freilich sehr irreführend, dass diese in das Centralnervensystem eindringenden Fasern des lateralen Nervensystems als »Wurzelfasern« der Kopfganglien und ihrer Nerven von

Digitized by Google

Alters her bezeichnet werden, während sie geradezu die äußersten und terminalsten Fasern des lateralen Systems vorstellen, dessen wirkliches Wurzelgebiet eben im lateralen Ectoderm resp. in dem von ihm gebildeten Schleimcanalsystem zu erblicken sind — aber eine solche Terminologie kann die richtige Auffassung der Natur und Bedeutung dieser sogenannten Wurzelfasern nicht hindern — und desshalb kann für die sensiblen Nerven des Schleimcanalsystems die HENSEN'sche principielle Auffassung auch nicht voll acceptirt werden. Nur so weit es sich um die Bahn zwischen den Ganglienzellen der Kopfganglien und dem Endpunkt der peripherischen Bahn innerhalb der Ampullen und anderer Theile des Schleimcanalsystems handelt, und bei Zugrundelegung der SCHWANN'schen Lehre vom Verschmelzen der in endloser Prolification erzeugten Zellen und Kerne, kann die Vorstellungsweise HENSEN's bei dem Schleimcanalnerven durchgeführt werden.

Wie es sich mit den übrigen, nicht von den Placoden sondern von den Spinalganglien, also vom Material der Ganglienleiste erzeugten sensiblen Nerven verhält, soll an dieser Stelle nicht erörtert werden: es fehlen noch wichtige Beobachtungsthatsachen, um hierüber zu einem annehmbaren Gesammtbilde zu gelangen.

Wohl aber halte ich es für geboten, die HENSEN'sche Hypothese für das Gebiet der motorischen Nerven einer eingehenderen Besprechung zu unterziehen, da sie sonderbarer Weise gerade auf diesem Gebiete die größte Anerkennung gefunden und eine Anzahl von Erörterungen hervorgerufen hat, die von dem hier vertretenen Anschauungsboden der Zellkettentheorie aus eine eingehende Beleuchtung beanspruchen.

HENSEN hat seine Hypothese im Jahre 1864 veröffentlicht, hat aber bei ihrer Auseinandersetzung sichtlich mehr die sensible als die motorische Sphäre im Auge gehabt. Der Umstand, dass vergleichend-anatomische Gesichtspunkte sich mit ihr associirten, hat es bewirkt, dass die HENSEN'sche Hypothese, trotz des fast einstimmigen Widerspruchs der beobachtenden Embryologen, dennoch in den Vordergrund der theoretischen Erörterungen über das Zustandekommen der Beziehungen zwischen Nerv und Muskelfaser getreten ist. Aus den Bestrebungen GEGENBAUR's und seiner Schule, die Homologien des Skelettes durch die an ihm befestigte Muskulatur zu eruiren, die Homologien der Muskulatur wiederum durch ihre Innervation zu begründen, ergab sich das Postulat, zwischen Nerv und Muskel eine primordiale Zusammengehörigkeit anzunehmen.

Digitized by Google

Anfänglich begnügte sich die vergl. Anatomie mit einer mehr oder weniger empirischen Annahme; durch die KLEINENBERG'sche Neuromuskeltheorie steigerte sich indess ihr Bedürfen nach einer deducirbaren Doctrin, und da auch eine Äußerung C. E. v. BAER's in jene Anschauungsweise hineinpasste, so ward die HENSEN'sche Hypothese zur Grundlage einer Doctrin, in deren Durchführung GEGENBAUR und FÜRBRINGER wetteifern. Während GOETTE HENSEN's Hypothese »als rein willkürlichen Vermuthungen« jeden Werth gegenüber den Resultaten seiner positiven Beobachtungen abspricht, und die HENSEN-sche Behauptung, »ein eigentliches Auswachsen, ein wirkliches Aufhören der Nerven an irgend einer Stelle seines späteren Verlaufes hat noch Niemand gesehen« (l. c. pag. 71) von HIS u. A. mit vollem Rechte zurückgewiesen wird, erklärt GEGENBAUR in seiner letzten Publication am Schlusse einer theoretischen Auseinandersetzung der Beziehungen zwischen Nerv und Muskel (8 pag. 614):

»Die Auffassung des Muskels als Endorgan der Nerven hat vielen Widerspruch erfahren (GOETTE, HIS etc.). Muskel und Nerv sollen von Hause aus nichts mit einander zu thun haben, denn die Nervenfaser ist ursprünglich von der Muskelfaser getrennt und wächst erst secundär zu ihr. Das lehrt die exacte Forschung. Exact? Das Actum, d. h. die Thatsache ist doch nur, dass eine Nervenfaser in einem bestimmten ontogenetischen Stadium uns bis zu einem gewissen Punkte erkennbar ist, und darüber hinaus erst später wahrgenommen wird. Woher weiß denn der „exacte" Forscher, dass seine technischen Hilfsmittel, die ihm ein Stückchen Nervenfaser zeigten, ausreichend waren, um das scheinbare Ende als wirkliches Ende, d. h. als etwas, das nicht mehr weiter geht, zu behaupten? Es gehört doch auch zur Erfahrung, dass Reagentien bei der Darstellung von Nervenfasern nur an dem, in einem gewissen Stadium befindlichen Objecte wirksam sind. Verlangt nicht die exacte Forschung auch diese Thatsachen in Betracht zu ziehen? Etwas mehr Vorsicht hätte die Thatsache als ein scheinbares Ende behandelt: die Nervenfaser ist anfänglich nur eine Strecke weit gesondert erkennbar und die Wahrnehmbarkeit schreitet fort, bis der Nerv zum Muskel gelangt ist [?!]. Das hätte der Thatsache mehr entsprochen. Und etwas mehr Vorsicht hätte jene andere Behandlung geboten. Denn wie soll es kommen, dass immer derselbe Nerv zu demselben Muskel „wächst", oder dass eine auswachsende Nervenfaser nicht auch einmal anderswohin geräth? Endlich, wer der Ontogenese in allen Stücken phylogenetischen Werth zulegt,

Digitized by Google

der muss ein Opfer des Intellects bringen [?], indem er für die Vorfahren der Wirbelthiere Zustände annehmen muss, in welchen Nerven und Muskeln ohne Zusammenhang unter einander thätig waren! Aber auch ohne Rücksicht auf die Ontogenese ist der Muskel ein Endorgan der Nerven, nachdem der Nerv in ihm endet und er selbst als Organ von letzterem den Reiz zu seiner Contraction empfängt.« [?]

Diese in mehr als einer Beziehung unverständlichen Aussprüche werden gewiss Vielen auffällig erscheinen, da sie eine ganz neue Haltung des berühmten vergleichenden Anatomen gegenüber der Beweiskraft demonstrirbarer Thatsachen involviren und den Begriff der Exactheit in sonderbares Licht rücken. Es scheint aber, als wenn der HENSEN'sche Ausspruch, noch Niemand habe das Ende eines auswachsenden Nerven gesehen, eine Art fascinirender Kraft ausgeübt habe, denn auch FÜRBRINGER greift HIS in ausführlicher Auseinandersetzung und mit ähnlichen Argumenten an. So wenig ich aber für die Ausläufertheorie eintrete, so muss ich doch HIS darin durchaus Recht geben, dass an eine primordiale Verbindung zwischen Muskel und Nerv im Embryo nicht zu denken sei. Und zwar muss ich diese Meinung mit um so größerer Bestimmtheit als Folge meiner vieljährigen autoptischen Beschäftigung mit diesen Fragen aussprechen, als FÜRBRINGER die Äußerung macht (l. c. pag. 738): »Von den angeführten Hypothesen dürfte diejenige, welche eine secundäre Verbindung ursprünglich getrennter und von einander entfernter Nerven- und Muskelelemente annimmt, zur Zeit die meisten Anhänger zählen. Zum Theil mag das an den fortgesetzt und immer mit der gleichen Überzeugungstreue wiederholten Behauptungen von HIS liegen etc.« Die immer gleiche Überzeugungstreue von HIS ist für Niemand auffällig, der ernstliche ontogenetische Arbeiten über die Entstehung der Nervenfasern selbständig unternommen hat und dabei nicht auf halbem Wege stecken geblieben ist. Freilich, wenn Raisonnements, wie das obige GEGENBAUR'sche, allein ausreichten, solche Arbeiten als unzulänglich zu charakterisiren, so wäre es bedenklich, überhaupt mit technischen und optischen Hilfsmitteln weiter vordringen zu wollen, denn es könnte jede vorgefasste Meinung dieselben Argumentationen gegen die erarbeiteten Resultate richten, die GEGENBAUR oben gegen HIS' neurogenetische Arbeiten richtet — und die mit demselben Rechte ja wohl auch gegen GEGENBAUR's morphologische Resultate zu richten wären, welche schwerlich auf festere »exacte« Basen

Digitized by Google

gegründet sind, als His' Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Nerv und Muskelfaser. Aber Fürbringer lässt es sich ganz besonders angelegen sein, in der Frage der embryonalen Verbindung zwischen Nerv und Muskelfaser gründlich zu Werke zu gehen, und eröffnet seine Kritik der His'schen Resultate mit folgenden Bekenntnissen einer schönen wissenschaftlichen Seele (l. c. pag. 735):

»Wie bei jeder wissenschaftlichen Frage handelt es sich auch in der vorliegenden um Beobachtung und Reflexion; bei letzterer spielen gerade hier physiologische Erwägungen eine sehr wesentliche Rolle.«

»Mit gewissen Fragestellungen tritt der Untersucher an die Aufgabe heran und sucht dieselben auf dem Wege der Beobachtung und, wo dies angezeigt ist, des Versuches zu beantworten. Diese empirische Thätigkeit bildet die Basis für die Antwort; je gewissenhafter, nüchterner und umsichtiger sie ausgeübt wurde, um so sicherer ist das Fundament. Leicht kann auch ein ganz anderes Gebäude emporwachsen, als der Untersucher bei seinen ersten Conceptionen sich träumen ließ; dann darf er nicht schwerfällig sein. Aber dieser erste Theil der Arbeit, an dem Auge und Hand den sichtbarsten und hauptsächlichsten Antheil haben, darf keinen Augenblick auf die höhere Thätigkeit jenes Organs verzichten, das hinter den Augen sitzt, seine Impulse empfängt, weiter verarbeitet und zugleich den manuellen Theil der Aufgabe beherrscht. Dieses, wenn hinreichend geschult, ist dem Irrthum weit weniger unterworfen als unsere Sinne und unsere Technik. Wahre Exactität in der Wissenschaft ist ohne unausgesetzte Großhirnthätigkeit nicht zu denken.«

Fürbringer erwartet nun more solito von der Untersuchung des *Amphioxus* und der Ontogenese seiner ventralen motorischen Nerven die sichersten Aufschlüsse: bei ihm seien diese Nerven zufolge der »primordialen« directen Nachbarschaft der Seitenrumpfmuskulatur ganz kurz und entbehrten auch der Markscheiden, ließen somit eine in doppelter Hinsicht einfache Entwicklung und Ausbildung ihres motorischen Endverbandes erwarten. Nun, bis diese Erwartung Fürbringer's in hinreichend exacter Weise befriedigt sein wird — wobei Auge und Hand vielleicht auf mehr Schwierigkeiten stoßen dürften, als sie an geeigneterem Materiale finden würden — will ich die Aufgabe vielmehr auf die »primordiale« Beziehung derjenigen Nerven und Muskelfasern lenken, welche von Anfang an im Embryo so weit als möglich aus einander liegen und immer weiter

Digitized by Google

aus einander rücken. Meiner Großhirnthätigkeit erscheint diese Situation als die geeignetere, um Hypothesen auf ihre Brauchbarkeit zu prüfen, welche einen uranfänglichen Zusammenhang zwischen Anfang und Ende einer Nervenbahn, also zwischen Ganglienzelle und Muskelfaser postuliren und sich gegen die Anerkennung der von Auge und Hand erarbeiteten Resultate ablehnend verhalten.

Wie ich schon in der 19. Studie pag. 108 u. 120 betonte, bilden die Seitenhornfasern der Kopfnerven das eigentliche »hic Rhodus, hic salta!« für die Theoretiker der Continuität zwischen Nerv und Muskelfaser ab ovo der embryonalen Entwicklung. Die Embryonalzellen, aus welchen die Kiemenmuskulatur hervorgeht, liegen von Anfang an in den Seitenplatten, also auf der ventralen Körperhälfte, zwischen Darm und Körperwand. Die Seitenplatten gehen hervor aus den Mesodermwülsten, diese wiederum aus dem Entoderm, zu einer Zeit, da die Medullarwülste als solche kaum im Ectoderm gesondert zu erkennen sind. Wer sich für dieses Stadium ein Spinngewebe von geheimen Fasernetzen ausdenken will zwischen der Ectodermzelle *a* — aus deren Prolificationsresultaten schließlich auch die Ganglienzelle *b* des Lobus electricus hervorgeht, von welcher der Nerv *c* ausgeht, der später im erwachsenen *Torpedo* die Säule *d* des electrischen Organs innervirt, welche ihrerseits wiederum aus der Prolification jener bestimmten Mesodermzelle *e* resultirt, die in jenem frühen Stadium der Ectodermzelle *a* zunächst lag — und der Säule *d*, der möge dann auch gefälligst die Arbeit leisten, uns mitzutheilen, wie dies Fasernetz sich weiter gliedert und doch nicht in Verwirrung geräth, wenn die tausendfache Multiplication aller der Medullar-, Ganglienleisten-, Somit- und sonstigen Mesodermzellen vor sich gegangen ist, die eben schon in Stadien besteht, wenn der Embryo eines *Torpedo* ca. 14 mm lang ist, und meinen auf pag. 123 gegebenen Beobachtungen zufolge noch immer keine unmittelbare Verbindung zwischen Seitenhornnerv und Muskelzellen der Visceralbögen besteht. Wenn wirklich in jenem frühesten Stadium eine Continuität zwischen Mesodermzelle *e* und Ectodermzelle *a* angenommen werden müsste, um begreifen zu können, dass die spätere Brücke *a*, *b*, *c*, *d* richtig zu Stande komme und nicht etwa *α*, *β*, *c*, *d* oder *α*, *b*, *c*, *δ*, oder irgend welche andere Combination vermittelnder Zellen, so konnte doch nicht nur diese Continuität zwischen den Nachkommen von *a* und *e* übrig geblieben sein, sondern auch zahllose andere Continuitäten zwischen allen übrigen Abkömmlingen von *a* und *e*. Wenn also zunächst alle directen Abkömmlinge von *a*

Digitized by Google

unter sich in Zusammenhang angenommen werden müssten, also alle Ganglienzellen des Lobus electricus, und wenn dann ebenso alle Muskelzellen der Kiemenbögen als directe Nachkommen der Mesodermzelle *e* unter sich verbunden wären, so müsste auch jede Ganglienzelle des Lobus electricus mit jeder Muskelzelle der Kiemenbögen in irgend einer Verbindung stehen — und dann wäre für die Specificität der Verbindung zwischen dieser bestimmten Ganglienzelle und dieser bestimmten Säule des electrischen Organs entweder nichts gewonnen, oder man müsste annehmen, dass die nicht erwünschten Verbindungen, welche dieser specifischen Verbindung Concurrenz machen könnten, alle erst zu Grunde gingen, um diese eine übrig zu lassen. Aber welcher Spiritus rector bestimmt dann die Verbindungen, die zu Grunde gehen müssen, und diejenigen, welche übrig bleiben und zur definitiven Nervenbahn zwischen Ganglienzelle *b* und electrischer Säule *d* auswachsen?? Ist diese Auslese unter Hunderten und Tausenden von Verbindungsbahnen um ein Jota verständlicher oder vorstellbarer, als das etwaige Auswachsen einer Nervenfaser zu einer bestimmten Stelle der embryonalen Muskelanlage? Wenn sich GEGENBAUR nicht klar machen oder vorstellen kann, wie es komme, dass immer derselbe Nerv zu demselben Muskel »wachse«, ohne dass die auswachsende Nervenfaser nicht auch einmal anderswohin gerathe, so wird man ihm das schwerlich übel nehmen, höchstens wird man bezweifeln, ob eine absolute Sicherheit für die auswachsende Nervenfaser bestehe, immer zu demselben Muskel und nicht auch hin und wieder mal auf Irrwege zu gerathen. Wer sich aber einbildet, dass die Annahme latenter Faserzusammenhänge im geringsten verständlicher und vorstellbarer sei, als das allmähliche Auswachsen einer Nervenfaser zu ihrem Endorgan, und dass es weniger eines Spiritus rector bedürfe, unter Hunderttausend Faserzusammenhängen immer dieselbe Bahn wieder auszusondern, als von einem bestimmten Punkte zu einem anderen bestimmten Punkte zu »wachsen« — den beneide ich um seine Vorstellungskraft und bitte ihn, uns darüber bis ins Einzelne Aufschluss zu geben, wie die zahllosen Zusammenhänge zu Gunsten immer eines und desselben übrig bleibenden vernichtet werden, oder wie es zu Stande gebracht wird, dass ein Reiz von der Zelle *b* trotz des Fortbestehens all der übrigen Zusammenhänge doch seinen Weg genau durch *c* nach *d* nimmt und »nicht auch einmal anderswohin geräth«?

Die Annahme verbindender Protoplasmabrücken zwischen allen

Digitized by Google

Zellen des wachsenden Embryos würde also, wenn sie nachweisbare Basen hätte, die Vorstellbarkeit eines stets sich gleichbleibenden Zusammentreffens zwischen bestimmten Ganglienzellen und bestimmten Muskelfasern mittels einer reizleitenden Bahn schwerlich erleichtern — sie setzt uns aber einstweilen in Widerspruch mit dem beobachtbaren Thatbestande, auf den wir uns doch sonst in allen theoretischen Schwierigkeiten als auf den wenigstens relativ festen Boden zurückzuziehen pflegen. Denn wenn auch noch so viel »verbindende Protoplasmabrücken oder Plasmastränge im Epithelgewebe oder im Knorpelgewebe existiren« (FÜRBRINGER 5 pag. 743), und wenn auch im ausgewachsenen Thier »alle Zellen, zwischen welchen physiologischer Connex (nutritorischer oder regulatorischer oder irgend welcher anderen Art) besteht, morphologisch in entsprechender [?] Weise verbunden sein sollten« (FÜRBRINGER ebenda), so ist dadurch gar nichts festgestellt oder präjudicirt über die Frage, ob ein solcher »morphologischer Verband« von Anfang an im Embryo vorgebildet sei oder erst im Verlauf des ontogenetischen Geschehens zu Stande komme. Und darum allein handelt es sich in der Frage, ob der motorische Nerv zu irgend einer Zeit des Embryonallebens außer Zusammenhang mit seinem »Endorgan«, der Muskelfaser, sei. Wie man bezweifeln kann, dass die motorischen Nerven im Wirbelthierkörper erst allmählich und nachträglich die »morphologische« Beziehung und Verbindung mit den zugehörigen Mnskelfasern erreichen, wird eher einer Erklärung bedürfen, als das Gegentheil. Ob irgend eine andersgeartete Beziehung, etwa nach Analogie drahtloser Telegraphie, zwischen bestimmten Medullarzellen und bestimmten Muskelzellen obwalte, möge zukünftigen Generationen zur Ermittelung vorbehalten bleiben: wir haben uns damit zu begnügen, dass ein sichtbarer Zusammenhang von Anfang an nicht nur nicht besteht, sondern dass wir sogar im Stande sind, bis zu einem gewissen Grade der Deutlichkeit den Process des Heranwachsens der Nerven an den ihm bestimmten Muskel zu beobachten.

FÜRBRINGER hat schon im Jahre 1888 (10 pag. 896—942) sehr ausführliche und durchaus unparteiische Auseinandersetzungen über das ganze Problem gegeben, aus denen mit voller Klarheit hervorgeht, dass ein theoretisches a priori Bedürfnis seinen Widerstand gegen die thatsächlichen Ergebnisse der ontogenetischen Forschungsarbeit dictirt. Er sagt (l. c. pag. 935):

»— Auch möchte ich den Schwerpunkt der morphologischen Bedeutung der motorischen Nerven nicht darin erblicken, dass er



Digitized by Google

die Contraction der Muskelfaser überhaupt auslöst, sondern dass er dies von einem bestimmten Centrum beginnend, und auf einem bestimmten Wege verlaufend thut, mit anderen Worten, dass er die Muskulatur mit dem nervösen Centrum (das ich mir ursprünglich als äußerst einfach gebildet denke) verbindet, und in genau regulirter Weise von diesem abhängig macht. Natürlich ist auch dies wieder abhängig von den durch die Außenwelt gegebenen Impulsen, welche von den sensiblen und sensorischen Epithelien aus auf einfacheren oder auf complicirteren (netzförmigen) Bahnen nach dem Centrum geführt werden. Nur so — und meine Anschauungen decken sich hierin mit denen der Gebrüder HERTWIG, vermag ich mir einen wirklich einheitlichen Organismus zu denken. Statuire ich aber in demselben getrennt sich ausbildende muskulöse und nervöse Elemente, so scheint mir allerdings ein Wesen mit hundert, mit tausend Seelen in einer Brust vorzuliegen und vergebens frage ich nach der Kraft, die alle diese Elemente zusammenhält, die diesen Nerven excitomotorische oder hemmende Eigenschaften giebt und die sie schließlich mit dem Muskel in directe Verbindung bringt. Ist's ein zufälliges Finden und Treffen? Oder eine Wirkung in Distanz, welche dieselben zusammenführt? Oder eine Art Conjugationsprocess, ähnlich wie ihn die Keimzellen darbieten? Das ist Alles wohl nicht anzunehmen.«

Weil sich also FÜRBRINGER keinen Organismus ohne ein wenn auch nur äußerst einfach gebildetes nervöses Centrum denken kann, so können die thatsächlichen Beobachtungen der weitaus größten Majorität der beobachtenden Embryologen nicht richtig sein, und es wird im Wirbelthierembryo ein System latenter Faserzusammenhänge vorausgesetzt, das alle Aussicht hat, mit des Kaisers neuen Kleidern im ANDERSEN'schen Märchen dieselbe Stufe der Realität zu behalten.

Wenn aber FÜRBRINGER die Authenticität der HIS'schen Beobachtungen anzweifelt (l. c. pag. 933) und HIS zumuthet, schräge Schnitte vor sich gehabt zu haben, wo er von freien Enden auswachsender Medullarzellen spreche, wesshalb es ihm eben entgangen sei, allerfeinste und allerzärteste Ausläufer der im centralen Nervensystem liegen bleibenden Zellen aufzufinden, die ihren Weg durch das bereits vorhandene embryonale Bindegewebe der häutigen Wirbelbogen hindurch zur Muskulatur nehmen, so wird wohl Jeder, der auf moderne Methoden basirte embryologische Untersuchungen zu machen gewohnt ist, diese Censur für etwas gewagt halten und von FÜRBRINGER solidere Beweise für die Berechtigung seiner Zweifel

Digitized by Google

verlangen. Um so mehr aber empfiehlt sich für die auch nur hypothetische Construction der HENSEN-FÜRBRINGER'schen »präformirten Bahnen« die Bahn der motorischen Seitenhornnerven, wo die bequeme Nachbarschaft, die zwischen Vorderhornzellen und Myotomfasern der Urwirbel besteht, völlig ausgeschlossen ist, und wo die factischen Beobachtungen — ich verweise auf die 19. Studie pag. 105 ff. — das allmähliche Entstehen der Faserbahn genau so behaupten, wie es für die Vorderhornfasern fast ausnahmslos von der Ontogenie gelehrt wird. Die Theorie der »präformirten Bahn« hat dabei Gelegenheit, ihre Combinationskraft von der besten Seite zu zeigen, und wir hoffen, dass sie auf diesem Gebiete mit ihren Leistungen nicht zurückhalten wird.

Bin ich also mit HIS und den meisten anderen Embryologen durchaus einverstanden in der Zurückweisung der HENSEN'schen, von GEGENBAUR und FÜRBRINGER adoptirten und dogmatisirten Conjectur über primordiale Zusammenhänge von Anfangs- und Endstation für die motorischen Nervenbahnen, so muss ich meinen Widerspruch gegen die Deutungen des Auswachsens »nackter« Achsencylinder als Verlängerung der im Vorderhorn liegen bleibenden Ganglienzellen gegen HIS, KÖLLIKER und Andere, so weit meine Beobachtungen an Selachiern gehen, mit Entschiedenheit aufrecht halten. Ich leugne dabei keineswegs, dass auch bei Selachiern oft genug der Austritt einzelner »Fasern« aus dem Vorderhorn — besonders in der Gegend der Occipitalsomite und beim Beginn des Abducens — zu constatiren sei: es fragt sich nur, was unter dem Wort »Faser« verstanden wird? Wenn dabei an »nackte Achsencylinder« gedacht wird, so ergeben meine Beobachtungen keine Übereinstimmung mit solcher Auffassung: ich bleibe vielmehr bei dem von mir früher bereits gebrauchten Ausdruck eines »plasmatischen Ausflusses« stehen. Denn es handelt sich in der That um den Austritt eines Theils der ganzen Medullarzelle, die aus Plasma und Kern besteht, deren Kern anfänglich aber noch im Bereich des Medullarrohres zurückbleibt, während ein Theil des Plasmas austritt und sich pfriemförmig zuspitzt, ja wohl auch in geschlängeltem Laufe den Zwischenraum zwischen Medullarrohr und Myotom zurücklegt. Erst innerhalb dieses »plasmatischen Ausflusses« differenzirt sich der oft erwähnte »hellglänzende Cylinder«, das Vorstadium des aus Fibrillen bestehenden Achsencylinders, und bleibt zunächst auf seiner ganzen Länge von einer plasmatischen Hülle umgeben — genau so, wie die bei den Schleimcanalnerven beobachteten Differenzirungen. Treten



Digitized by Google

zugleich oder rasch nach einander mehrere Medullarzellen aus dem Vorderhorn aus, so erscheint die ganze Masse wie ein Syncytium mit einem halben oder einem ganzen Dutzend von Kernen — aber bei diesen Anfängen der motorischen Nerven von »nackten Achsencylindern« zu sprechen, würde Niemand, der sie gesehen, in den Sinn kommen.

Wenn trotzdem die Mehrzahl der Embryologen von auswachsenden Achsencylindern spricht, welche lange Zeit nackt erscheinen und erst allmählich durch Anlagerung von Mesodermzellen in den Besitz von Scheiden etc. gelangen sollen, so erklärt sich die Differenz zunächst vielleicht aus dem verschiedenen Beobachtungsmaterial, das sogar schon zwischen Selachiern und Teleostiern bedeutende Unterschiede erkennen lässt, dann aber wohl auch durch den Unterschied des Differenzirungsgrades, welcher bei den verschiedenen Formen der Wirbelthiere in der Constitution des Medullarrohres obwaltet, wenn die motorischen Nerven außerhalb des Verbandes des Medullarrohres in die Erscheinung treten. Wahrscheinlich differenzirt sich diejenige Medullarzelle, welche die erste Faser aus dem Vorderhorn austreten lässt, bei Amnioten anders als bei Selachiern: bei ersteren werden vielleicht die bei Selachiern außerhalb des Medullarrohrs geschehenden Differenzirungen — also die Abscheidung des hellglänzenden Cylinders — bereits innerhalb des Medullarrohrs bewirkt: der Kern derjenigen Zelle, welche diese Differenzirung vornimmt, bleibt innerhalb des Medullarrohrs zunächst ruhig liegen, nur der differenzirte Plasmatheil tritt heraus und streckt sich auf eigene Hand bis an die Urwirbelwandung aus. Und wenn die gleiche Differenzirung eine Anzahl Medullarzellen trifft, so erscheint wohl ein Bündel solcher »differenzirter« Plasmafasern neben einander und bildet die Brücke, d. h. die motorischen Nerven zwischen Medullarzellen und Muskelzellen. Bei den Selachiern aber kann es nicht zweifelhaft sein, dass *vor* dieser Differenzirung des Plasmas ganze Zellen mit Plasma *und* Kern aus dem Medullarrohr austreten und erst nachträglich die Differenzirung zu jener Achsencylinderbildung durchmachen. Nach den Angaben der Autoren sollen auch bei Amnioten etc. nachträglich Kerne zwischen den anfänglich ausgetretenen »Achsencylindern« auftreten — und da man nur die Wahl zwischen mehr oder weniger freien Mesodermzellen der Nachbarschaft und den im Verband des Medullarrohres eingeschlossenen Zellen hatte, letztere aber durch »Gerüst«-Bildung im Inneren des Medullarrohres für mehr oder weniger festgelegt ansah

Digitized by Google

und ihnen keinen Antheil an der allgemeinen Zellbeweglichkeit zuerkannte, so glaubt und versichert man, dass die Zellen, welche nachträglich zwischen die Achsencylinder geriethen, Mesodermzellen seien. Da aber diese Zellen keine Ursprungsatteste beizubringen in der Lage sind, so wird eine pflichtgemäße Berichterstattung von ihnen nach wie vor nur aussagen können, dass ihre Herkunft zweifelhaft bleibe, und die Möglichkeit nicht ausgeschlossen sei, dass diese Kerne zu den Zellen gehörten, deren Fasern anfänglich aus dem Medullarrohr ausgetreten seien, und dass ihre Kerne nun erst nachträglich aus dem Medullarrohr ausgewandert seien. Oder aber, diese Kerne könnten Medullarzellen angehören, welche aus dem Vorderhorn auswanderten, ehe sie die Differenzirung zu Achsencylindern durchmachten, dann aber, inmitten der bereits vorhandenen Achsencylinder liegend, ihre Differenzirung nachholen, indem sie, einen Ausläufer nach der Urwirbelwandung, den anderen aber gegen das Vorderhorn richtend, mit letzterem den Anschluss an die Faserbahnen des Medullarrohres suchen.

Wie unsicher die thatsächlichen Befunde sind, auf welche man sich in der Frage der Entstehung der motorischen Nerven stützt, lässt sich aus einer kürzlich erschienenen Arbeit entnehmen, in der diese Verhältnisse an den Embryonen von Salmoniden eingehendster Prüfung unterworfen werden. In seiner im Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 57, erschienenen Arbeit »Über die Histogenese des peripheren Nervensystems bei *Salmo salar*« berichtet HARRISON auf pag. 407 auch von den motorischen Wurzeln der Spinalnerven.

Zunächst wird beschrieben, wie der Anfang einer motorischen Wurzel durch das Auswachsen einer einzelnen Zelle geschehe und schrittweise beobachtet werden könne. Von einer prästabilirten Bahn oder einem latenten Fasernetz, nach HENSEN-FÜRBRINGER-schen Postulaten, scheint sich also auch bei dieser, mit den modernsten Hilfsmitteln der Technik unternommenen Untersuchung nichts gezeigt zu haben. »Andere Fasern entstehen sehr bald nach der ersten.« »Bald nach dem ersten Erscheinen der ventralen Wurzelfasern gelangen die ersten von den Sklerotomen kommenden Mesenchymzellen in die Gegend der Austrittsstelle des Nerven und lagern sich an die jungen Nervenfasern.« Aus diesen Zellen lässt auch HARRISON die Scheiden der Nerven entstehen, aber einen überzeugenden Beweis bringt er um so weniger, als er einräumen muss, es sei wahr, dass das Auftreten der embryonalen Bindegewebszellen die Klarheit der Beziehungen in den Schnittbildern störe.

Digitized by Google

Immerhin seien die ersten motorischen Fasern schon vorhanden, ehe überhaupt lose Zellen in der Gegend der Austrittsstelle zu finden sind. Dies soll gar nicht bezweifelt werden, und trotzdem brauchen jene Sklerotomelemente nicht die SCHWANN'schen Kerne herzugeben. Auch der Umstand, dass der Medullarstrang von einer deutlichen Membran umgeben sei, worauf HARRISON Gewicht legt, beweist nichts gegen das successive Austreten von Medullarzellen in die motorischen Nervenwurzeln: denn was es mit der Solidität dieser Membran auf sich habe, ergiebt wohl am besten der Faseraustausch zwischen Medullarrohr und Vagusplatte, den ich in der 19. Studie beschrieben habe; und HARRISON selbst lässt den auswachsenden Fortsatz seiner Medullarzellen sogar mit bohrenden oder auflösenden Kräften ausgestattet sein. Dann aber heißt es weiter (l. c. pag. 410): »erst viel später in der Entwicklung, d. h. wenn die motorischen Wurzeln stark entwickelt sind, treten gewisse Zellen hier aus dem Rückenmark heraus. — Die Zellen, obschon klein, haben einen runden Kern und sind im Allgemeinen den undifferenzirten Neuroblasten ähnlich. — Nachdem die Zelle außerhalb des Medullarstrangs gelangt ist, bleibt sie von den motorischen Fasern umgeben und wandert ventralwärts den Nervenstamm entlang. Wegen des Andrangs von Mesenchymgewebe wird von diesem Punkt an die Verfolgung dieser Zellen unsicher und ihr weiteres Schicksal lässt sich vorläufig nur vermuthen«. HARRISON, getreu seiner Überzeugung von der Richtigkeit der Ausläufertheorie, vermuthet, dass aus diesen auswandernden Vorderhornzellen sympathische Ganglienzellen werden. Wie weit diese Vermuthung zu Recht bestehe, mögen weitere Untersuchungen an Teleostiern feststellen; jedenfalls aber hat HARRISON nun auch an einer anderen Wirbelthiergruppe das Factum festgestellt, dass Medullarzellen aus dem Vorderhorn auswandern: bisher ward es nur für Selachier (BALFOUR, MARSHALL, VAN WIJHE, BEARD, DOHRN etc.) für Ganoiden von KUPFFER, und für *Ammocoetes* von mir beobachtet. HARRISON wendet sich ausdrücklich gegen HIS, mit dem er ja sonst übereinstimmt, weil HIS die Auswanderung der Medullarzellen nach eigenen Untersuchungen an Selachiern geleugnet hatte. HARRISON sagt freilich ausdrücklich: »die Auswanderung findet zu einer verhältnismäßig späten Periode statt, nachdem die motorischen Nerven gebildet sind, was beweist, dass der Austritt von Zellen nicht als Stütze der Zellkettentheorie gebraucht werden kann«. Ob der Beweis durch diese Beobachtungen HARRISON's nun erbracht sei, scheint

Digitized by Google

mir noch zweifelhaft; denn wenn auch der Anfang des motorischen Nerven gebildet ist, so ist es nichts weniger als ausgeschlossen, ob nicht auch diese auswandernden Medullarzellen Material zu seiner weiteren Ausbildung hergeben, zumal da die Vermuthung, dass diese Zellen zu Ganglienzellen des Sympathicus würden, nach HARRISON's eigenem, gewissenhaftem Bekenntnis durchaus unsicher ist.

Es erweist sich auch hier wiederum, dass die Entscheidung der Frage, ob die Nerven aus Zellketten oder als Ausläufer einzelner, im Medullarrohre befindlicher Ganglienzellen entstehen, an den motorischen Nerven nicht endgültig zu gewinnen ist. So klar auch die Verhältnisse bei Selachiern für den frühen Austritt von Medullarzellen zu sprechen schienen, so hat es doch nicht gelingen wollen, an ihnen einen, jede andere Möglichkeit ausschließenden, Beweis für die Natur der SCHWANN'schen Kerne als ectodermalen (medullaren) Ursprungs zu führen. Freilich haben auch die Beobachtungen HARRISON's durchaus keine entscheidende Beweiskraft zu Gunsten der Ausläufertheorie und der mesodermalen Abstammung der SCHWANN'schen Kerne. Nur um so wichtiger ist es desshalb, dass wir an den Schleimcanalnerven der Selachier ein Object besitzen, welches eben so sichere technische wie logische Operationen erlaubt und meines Erachtens restlos das Problem zu Gunsten ectodermaler Herkunft der Kerne und zugleich der Zellkettennatur der Nervenfaser zu lösen verspricht. Wer also mit dem Verfasser dieser Studien die Überzeugung theilt, dass die Entscheidung der Frage nach der Natur der SCHWANN'schen Kerne für die gesammte Erkenntnis des Baues des Nervensystems von fundamentaler Bedeutung sei, der wird sich nicht damit begnügen, immer von Neuem auf die nichts weniger als bündigen Untersuchungen am Amphibienschwanze zu pochen, wie es KÖLLIKER gethan hat, sondern er wird das Schleimcanalnervensystem der Selachier untersuchen und sich dann die Frage vorlegen, ob anzunehmen sei, dass die SCHWANN'schen Kerne zwar bei diesen Nerven ectodermalen Ursprungs, bei motorischen oder sympathischen Nerven jedoch mesodermal, oder ob bei Selachiern die Nerven aus Zellketten, und damit die SCHWANN'schen Kerne ectodermal, bei Teleostiern und Amnioten aber die Nervenfasern Ganglienzellausläufer und damit die SCHWANN'schen Kerne mesodermalen Ursprungs seien.

Wie die Fragen nach der möglichen Länge einer einzelnen Nerven- — also SCHWANN'schen — Zelle sich stellen, welche Complication die sogenannten Hinter- oder Riesenzellen dabei herbei-

Digitized by Google

führen können, wie die Bildung der Faserbahnen im Inneren des Medullarrohres, wie die Verästelung der Nervenfasern begriffen werden kann, auf welche Uranfänge das Auftreten des Nervenmarkes und alle sonstigen Einzelheiten des typischen Baues der Nervenfaser zurückzuführen sind, das möge getrost weiteren Beobachtungen überlassen bleiben. Auch dafür bieten die Selachier sicherlich günstiges Untersuchungsmaterial.

---

Anhang. Im Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Anatom. Abtheilung, Jahrg. 1900 pag. 85ff. ist ein Aufsatz von ALEX. GURWITSCH erschienen unter dem Titel: »Die Histogenese der SCHWANN'schen Scheide«.

Der Verfasser spricht gleich in den einleitenden Worten aus, dass nach der jeweiligen Auffassung der Histogenese der peripheren Nervenfaser auch die Auffassung der Natur der SCHWANN'schen Scheide sich richte; werde die Nervenfaser als Ausläufer einer Ganglienzelle angesehen, so müssten die SCHWANN'sche Scheide und ihre Kerne als eine ihr fremde, angelagerte Bildung aufgefasst werden; werde die Nervenfaser aber für ein Product an einander gereihter Zellen gehalten, so dürften SCHWANN'sche Kerne und SCHWANN'sche Scheide wohl auch als Product dieser Zellketten gelten. Da nun der Verfasser der Ausläufertheorie huldigt, so ergiebt sich die Deutung seiner Befunde von selbst und brauchte uns hier nicht weiter zu beschäftigen, erschiene er nicht an mehr als einer Stelle bestrebt, die von ihm gefundenen Thatsachen auch unabhängig von der oben erwähnten Annahme der Ausläufertheorie so zu interpretiren, als bewiesen sie durch sich selbst die These vom mesodermalen Ursprung der SCHWANN'schen Scheide.

Die Untersuchung ward am Ischiadicus des Schafembryos gemacht, nach APÁTHY'schen Methoden mit nachträglicher Vergoldung. Die Untersuchung begann an einem Embryo von 10 cm Länge (also schon ziemlich weit entwickelt), an dem indess der Nerv noch völlig marklos war und aus einzelnen, secundären Bündeln bestand, die von lockeren, lamellös angeordneten mesodermalen Zellen, dem späteren Perineurium, umgeben sind. Jedes Faserbündel ist von einem sehr feinen, mit großen Kernen versehenen Häutchen umschlossen; auf dem Querschnitte erscheinen die Faserbündel fein granulirt und enthalten nur spärliche Kerne; in einzelnen Faser-

Digitized by Google

bündeln treten aus der homogen granulirten Masse des Bündels verschiedene heller gefärbte runde Stellen hervor — einzelne, zunächst noch nackte Achsencylinder. Der Verfasser bildet auf Taf. 5 Fig. 1 diesen Zustand ab und beweist dadurch, dass es sich um ein Entwicklungsstadium der Nerven handelt, welches in durchaus ähnlicher Configuration in mittleren Stadien der Entwicklung der Schleimcanalnerven bei Selachiern zu finden ist. Dieses Stadium ergiebt nun bei dem Schafembryo nach Vergoldung, dass die den Faserbündeln eng anliegende Scheide Ausläufer in das Innere des Bündels hineinschickt, so dass die Fasermasse durch dünne, lamellöse Wände in größere und kleinere Abtheilungen geschieden wird. »Die Kerne, welche innerhalb des Faserbündels zu beobachten sind, scheinen fast ausnahmslos mit den Lamellen in Zusammenhang zu stehen, ja man kann sogar behaupten, dass dieselben erst mit der Einsprossung des Lamellennetzes ins Innere des Faserbündels als Bestandtheil des ersteren in die letzteren eindringen.« Die Beweise für die letztere Behauptung sieht Verf. in dem Umstande, dass 1) Entwicklungsstadien existiren, in denen die Faserbündel ganz kernlos seien, desshalb auch keine Lamellensepta enthielten, 2) dass je dichter das Lamellennetz innerhalb eines Faserbündels, desto kernreicher das letztere sei, und umgekehrt, 3) dass sich der Zusammenhang der meisten Kerne mit den dünnen Lamellen direct beobachten lasse. »Für die anscheinend frei in der Fibrillenmasse liegenden Zellen, von denen nur die Kerne isolirt sichtbar sind, bleibt die Annahme übrig, dass die Verbindung derselben mit den Lamellen in einen anderen Schnitt fiel.«

Wir stehen hier wiederum, wie in vielen ähnlichen Fällen, so weit ich die Litteratur übersehen kann, einem durchaus lückenhaften Schlussfolgerungsprocess gegenüber, aus dem aber dennoch der bestimmte Satz abgeleitet wird: »Die SCHWANN'sche Scheide ist eine exogene, der markhaltigen Nervenfaser genetisch ganz fremde, mesodermale Bildung. Ihre Entwicklung geht ganz unabhängig von derjenigen der von ihr umschlossenen Nervenfaser vor sich« (l. c. pag. 91).

Wie ich schon oben andeutete, kann man eine ähnliche Configuration der Schleimcanalnerven bei den Selachiern beobachten, aber in einer wesentlich anderen Beziehung zu ihrer Umgebung. Und an diesen erkennt man dann rasch genug, dass zwar die im Inneren der Faserbündel sich vorfindenden Kerne gewisse Beziehungen zu den Lamellenseptis haben, dass sie aber desshalb durchaus nicht mesodermatischen Ursprungs sind, sondern sich bereits bei dem das

Digitized by Google

Ectoderm durchwachsenden Nerven an- und eingelagert vorfinden und nichts Anderes sind, als Abkömmlinge eben dieses Ectoderms, und dass sie nicht nur die spätere SCHWANN'sche Scheide, sondern, wie es auch in der vorliegenden Studie wieder dargestellt ward, den ganzen Nerven bilden, Achsencylinder mit Fibrillen, Markscheide und SCHWANN'scher Scheide. Und wenn GURWITSCH schreibt (l. c. pag. 90): »— die jungen und meistens noch sehr schmalen Achsencylinder füllen meistens die zu weite SCHWANN'sche Scheide noch nicht aus; dass aber die Röhren wirklich SCHWANN'sche und nicht andere, mehr periphere Scheiden sind, erhellt 1) daraus, dass bei den älteren und breiteren Achsencylindern die Apposition der Markscheide an die SCHWANN'sche immer inniger wird, 2) die gerade im Schnitt getroffenen SCHWANN'schen Zellen, auf dem Querschnitte sichelförmig gestaltet, liegen dicht den SCHWANN'schen Scheiden an, nicht aber den dünnen Achsencylindern, mit denen sie genetisch ja auch gar nicht zusammenhängen« — so braucht man nur Querschnitte der im Innern des Ectoderms verlaufenden Schleimcanalnerven oder Querschnitte der einfaserigen Kettenstränge (vgl. Taf. 15 Fig. 9—12) anzusehen, um zu verstehen, dass die SCHWANN'schen Zellen eben die Producenten der gesammten Attribute der fertigen Nervenfaser sind, mit einziger Ausnahme des Perineuriums, das natürlich mesodermatischen Ursprungs ist. Der Abstand zwischen SCHWANN'scher Scheide und Achsencylinder auf den GURWITSCH'schen Präparaten ist wohl nur die Folge der Conservirungsbehandlung und dem natürlichen Zustande fremd, desshalb also auch für die Nicht-Zusammengehörigkeit beider ohne Bedeutung.

## 21. Theoretisches über Occipitalsomite und Vagus. Competenzconflict zwischen Ontogenie und vergleichender Anatomie.

Wer das ziemlich einförmige Detail der voraufgehenden 18. und 19. Studie durchgelesen hat und mit dem gegenwärtigen Stande des »Kopfproblems« vertraut ist, wird ohne Schwierigkeit Folgerungen gezogen haben, die in mehr als einer Richtung neue Einsichten schaffen und alten Anschauungen den Boden entziehen.

Im Vordergrunde dieser alten Anschauungen, die hinfällig werden, steht, wie schon auf pag. 1 ff. erörtert ward, die ziemlich allgemein geltende, von VAN WIJHE am schärfsten betonte Lehre von dem Größenwachsthum der Somite der Selachierembryonen in caudal-

Digitized by Google

rostraler Richtung. Zwar musste VAN WIJHE selbst für das prämandibulare Somit eine Ausnahmsstellung postuliren; aber da dies Somit auch in anderer Hinsicht allerhand Zweifel bot, so ward auch seinen Größenverhältnissen nicht allzuviel Bedeutung beigelegt: um so sicherer schien die Anwendbarkeit der Lehre auf die Somite bis zum mandibularen inclusive. Es blieben zwar noch immer Zweifel übrig auch für die vor den eigentlichen Occipitalsomiten gelegenen Abschnitte des Kopfmesoderms, und RABL z. B. leugnete, wie gleichfalls schon betont wurde, jedweden Zusammenhang dieser Structuren mit Somitbildung; dennoch blieb als ein stillschweigend anerkanntes Resultat der ontogenetischen Forschung die Auffassung bestehen, dass die Somite des Kopfes, vom Hinterkopf anfangend, an Größe zunehmen und das größte aller Somite eben das mandibulare sei. Die thatsächlichen Verhältnisse schienen so unzweideutig für diese Auffassung einzutreten, dass man sich auch gar nicht die Mühe gab, nach irgend einem ausreichenden Grunde für dieselbe zu fragen oder zu suchen: es war so — und damit Punctum!

Die obigen Darlegungen haben nun, wie ich hoffe, ergeben, dass es sich um ein Trugbild gehandelt hat. Die Somite des Hinterkopfes scheinen nur darum größer als die des Rumpfes, weil sie secundäre Bildungen sind, und weil in den Somiten des Vorderkopfes viel Verschmelzungen resp. von Hause aus unvollkommene Theilungen stecken, so dass kein einziges als ursprünglich, vielmehr als eine Pluralität primitiver Segmente oder Somite anzusehen ist. Das wird in der nächsten Publication, die den Vorderkopf behandeln soll, noch viel eingehender erwiesen werden.

Ich habe diese Einsicht schon vor zehn Jahren ausgesprochen, in der 15. Studie zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, in welcher ich zum ersten Male an der Hand von Untersuchungen der *Torpedo marmorata*-Entwicklung die multiple Urwirbelbildung des Vorderkopfes zu erweisen suchte. Es war begreiflich, dass ich in jener Arbeit den meisten Nachdruck auf die zahlreichen Spuren der Urwirbelbildung des Vorderkopfes legte, dessen Composition aus Urwirbeln von mehreren der einflussreichsten Forscher überhaupt, und aus so zahlreichen Urwirbeln fast ohne Ausnahme von allen geleugnet ward. Wer aber jene Studie wieder zur Hand nimmt — und trotz des seitdem verstrichenen Jahrzehnts und einer großen Zahl neuerer, auf dieselben Probleme gerichteter Arbeiten würde diese Lectüre, wie ich glauben möchte, keine ganz fruchtlose sein — wird auf pag. 339 die oben auf pag. 3 citirte Anmerkung finden,

Digitized by Google

in der es heißt: »aus nicht hinreichend abgeschlossenen Beobachtungen werde ich zur Annahme geleitet, dass auch hinter der Ohrblase Somitverschmelzung stattfindet, und dass bei den einzelnen Selachiern in dieser Beziehung Verschiedenheiten existiren. Nur durch das Studium eines sehr ausgedehnten Vergleichungsmaterials wird sich auch hierüber annähernde Gewissheit erreichen lassen«.

Dieses Vergleichungsmaterial habe ich nun vorstehend dargelegt und hege die Hoffnung, dass es ausreichend und für weiter gehende Schlüsse geeignet befunden werden möchte. Nicht nur erscheinen die thatsächlichen Befunde sehr viel mannigfaltiger und verwickelter, als bisher angenommen ward, sondern es treten auch die Gründe klar hervor, welche zu solcher Verwicklung geführt und jene oben erwähnte unrichtige Verallgemeinerung veranlasst haben.

Thatsächlich hat sich herausgestellt, dass bei vielen, ja den meisten jüngeren Selachierembryonen in der Occipitalregion und auch am Vorderkopf Urwirbel auftreten, die nicht nur nicht größer, sondern oft kleiner sind, als die Rumpfsomite. Der Grad der Deutlichkeit solcher kleineren Urwirbel ist freilich sehr verschieden, nicht nur bei den verschiedenen Arten der Selachier, sondern schon bei ein und derselben Art, ja sogar bei ein und demselben Individuum auf der rechten und der linken Körperhälfte. Die Unterschiede in dem Grad der Deutlichkeit können so weit gehen, dass auf der einen Seite ein kleiner Urwirbel auftritt, dem Niemand, auch sogar C. Rabl nicht, seine Urwirbelnatur abstreiten würde, während auf der anderen ein sehr viel unvollkommenerer Rest oder nicht einmal eine Spur eines so differenzirten Gebildes, von seinen Nachbarn abgetrennt, unterschieden werden kann. Rabl freilich will nur solche Gebilde als Urwirbel anerkennen, welche die sämmtlichen Attribute eines Rumpfurwirbels aufweisen, also Myotom, Sklerotom, Cutislamelle etc. etc., er leugnet desshalb die Urwirbelnatur der Mesodermabschnitte des Vorderkopfes und damit die Gliederung resp. ursprüngliche Segmentation desselben. Aber selbst Rabl wird doch zugeben müssen, die von ihm als vollgültige Urwirbel angesehenen Rumpfurwirbel seien zuerst auch nur als gleichartige Mesodermzellen vorhanden, die sich in einer gewissen Weise um einen Hohlraum (die Urwirbelhöhle) gruppiren und durch Gestalt und Anordnung von Kern und Plasma eben das charakteristische Bild des Urwirbels hervorrufen, welches wir auch ohne den, fast möchte ich sagen, experimentellen Beweis erkennen, dass aus diesem, vor uns unter dem Mikroskop liegenden Gebilde wirkliche

Digitized by Google

Muskelfasern, Cutisproducte, Skelettheile etc. hervorgehen; denn das erschließen wir eben nur aus der Analogie und aus dem Umstande, dass an späteren Stadien von Embryonen derselben Art an entsprechender Localität wirklich diese Dinge sich finden. Zweitens aber werden wir uns sehr leicht vorstellen können, dass die weitere Ausbildung der ursprünglich nur aus Mesodermzellen gebildeten Urwirbel sehr wohl eine partielle oder totale Hemmung erfahren und zu anderen, uns zunächst unerkennbaren Functionen abgeleitet werden kann, dass somit weder Muskelfasern noch all die anderen, aus Rumpfurwirbeln hervorgehenden Producte mit absoluter Nothwendigkeit aus jedem, ursprünglich aus Mesodermzellen mit der charakteristischen Zusammenfügung und cellulären Composition eines Urwirbels angelegten Gebilde hervorgehen müsse. Drittens aber bedenkt Rabl nicht, dass auch dem gegenwärtigen typischen Rumpfurwirbel mit all seinen normalen Derivaten eine Geschichte vorausgegangen sei, welche sehr wohl andere Producte aus seinen Zellen hervorgehen lassen konnte, in anderer Mischung und anderer Function, als was der heutige Selachier-Rumpfurwirbel uns erkennen lässt, und dass vielleicht die Scheidung von Kopf- und Rumpfurwirbel schon aus jener Periode datirt, da Beider Vorfahren noch andere Charakteristica aufwiesen, als die heutigen; vielleicht tragen von dieser ursprünglicheren Urwirbelstructur die Kopfurwirbel noch Mancherlei an sich, was die Rumpfurwirbel aufgegeben oder verändert haben. Ob wirklich in aller Vergangenheit nur die mediale Lamelle der Urwirbel Muskelfasern producirt hat, und nicht auch die laterale, jetzt Cutiselemente schaffende? Ob, um eine andere sehr wesentliche Frage zu berühren, nur am Kopf die Seitenplatten Muskulatur producirten, am Rumpfe aber nicht? Solche Fragen müssen doch aufgeworfen werden, wenn wir die Möglichkeiten phylogenetischer Forschung weit genug greifen und nicht in zu engem Rahmen thatsächlicher Befunde stecken bleiben wollen.

Und desshalb kann uns eine Art »prospectivischer Potenz« nicht als allein genügende Definition des phylogenetisch-historischen Products oder Gebildes dienen, um ihm den Namen und morphologischen Werth eines Urwirbels zu geben oder zu versagen; wir müssen vielmehr in einer gewissen Gleichmäßigkeit der cellulären Beschaffenheit und Gruppirung der Mesodermzellen an gewissen Localitäten ausreichende Motive erkennen, um in dem so gearteten Abschnitte einen Urwirbel zu sehen, der entweder seine unabhängige Urwirbelbildung bei weiterer Entwicklung noch erreichen wird oder aber sie nicht

Digitized by Google

mehr erreicht und sein Zellmaterial zu anderen Zwecken hergeben muss. Und so geschieht es factisch mit einer ganzen Reihe von Kopfurwirbeln, aus deren Zellmaterial bindegewebige Producte, Fascien, Knorpel etc., aber keine Muskelfasern mehr hervorgehen. Und eben so wenig ist es an sich ausreichend, einem Gebilde, das durch Lage und celluläre Configuration einem Urwirbel gleicht, darum diesen morphologischen Werth abzusprechen, weil aus einem Bezirk seiner Zellen Muskelfasern hervorgehen, welcher bei anderen Urwirbeln Cutisproducte liefert — was bekanntlich bei den vorderen Kopfhöhlen der Fall ist oder zu sein scheint. Dies aber soll hier nur berührt und in weiterer Ausführlichkeit erst bei der Besprechung des Vorderkopfes erörtert werden.

Solche kleine Urwirbel, deren Zellen weder Muskelfasern, noch nachweisbar bestimmte Abschnitte eines knorpeligen Wirbels hergeben, finden sich nun, wie die Darstellung der thatsächlichen Beobachtungen oben erwies, in der Occipitalregion eben so zahlreich, wie an dem Vorderkopf. Sie geben allein schon hinreichenden Grund, die VAN WIJHE'sche Regel zu beanstanden. Ich verweise z. B. auf die Darstellung, welche auf pag. 43 ff. von den auf einander folgenden kleineren Urwirbeln der Occipitalregion bei *Torpedo marmorata* und pag. 29 ff. von *T. ocellata*, auf pag. 61 ff. von *Scyllium catulus* gegeben ward. All diese Urwirbel sind entweder eben so groß oder kleiner als die typischen Rumpfurwirbel — und doch liegen zwischen ihnen und den letzteren größere Occipitalsomite, wie verschiedene Figuren auf Taf. 5—7 lehren. Es kann also nicht in der Natur der Dinge an sich liegen, wenn Occipitalsomite größer sind, als Rumpfsomite, oder gar, wenn die von den Autoren normalen Somiten gleichgerechneten Kopfhöhlen des Vorderkopfes noch größere Ausdehnung besitzen, als die großen Occipitalsomite — es muss mit anderen Momenten zusammenhängen, die wir aufzusuchen haben.

Die Gleichmäßigkeit in Größe und Differenzirung der Rumpfurwirbel hängt offenbar nicht zum wenigsten gerade mit der »prospectivischen Potenz« zusammen, welche RABL — freilich ohne diesen Ausdruck dafür zu gebrauchen — als das entscheidende Kriterium des Urwirbels überhaupt im Gegensatz zu den Mesodermsegmenten des Vorderkopfes ansah. Wenn aus all den Rumpfsomiten mit fast unterschiedsloser Regelmäßigkeit dieselben Theile des fertigen Körpers hervorgehen, so begreift man auch, dass sie alle einander gleich oder wenigstens so ähnlich sehen, dass Niemand an ihrer Homodynamie zweifelt, wenn auch in ihren späteren Schicksalen Ver-

Digitized by Google

schiedenheiten der Ausbildung eintreten, wie die Bildung von Muskelknospen für die Extremitäten, welche an einigen Rumpfsomiten wieder zu Grunde gehen, während sie an der großen Mehrzahl zu mächtiger Muskulatur auswachsen. Fragen wir aber nach der prospectivischen Potenz der Occipitalsomite oder gar der in der Ohrgegend gelegenen Mesodermbildungen, so erhalten wir recht verschiedenartigen Bericht. Sowohl die Myotome der Occipitalsomite, wie auch die aus ihren anderen Theilen hervorgehenden Producte sind wesentlich von denen der Rumpfsomite verschieden und erfahren schon während der weiteren Embryonalentwicklung so eingreifende Veränderungen, dass es Wunder nehmen müsste, wenn in ihren Anfangsstadien nicht schon äußerlich Veränderungen wahrnehmbar wären, die sich in der verschiedenen Größe der ganzen Somite und der unregelmäßigen Anlage ihrer constituirenden Theile geltend machten. Wir dürfen also von vorn herein bei der Betrachtung des Kopfmesoderms auf Einflüsse der späteren Zustände rechnen, welche bis in die ersten Anfänge und Anlagen zurückwirken, und daraus die Verschiedenheiten derselben von der Anlage und ersten Entwicklung der Rumpfsomite zu begreifen suchen.

Die wesentlichen Unterschiede der Function zwischen Kopf- und Rumpfsomiten liegen aber zweifellos in der Beweglichkeit der letzteren und der relativen Starrheit der ersteren. Die hohe Ausbildung der Myotome der Rumpfsomite contrastirt bei den erwachsenen Selachiern in jeder Richtung mit der zu einem Minimum herabgedrückten Muskulatur einiger Occipitalsomite und den homodynamen Augenmuskeln, den einzigen Resten der gesammten Myotome des Kopfes. Und so sehen wir auch im Verlauf der individuellen Entwicklung der Selachier die allmähliche Rückbildung der Myotome des Hinterkopfes, auf die nachdrücklich hingewiesen und sie sorgfältiger als bisher festgestellt zu haben, ein Verdienst von Braus ist. Während im Anfang der Entwicklung die Somite $z$—$t$ in freilich fast graduell abnehmender Stärke noch Muskulatur entwickeln, geht dieselbe bei den meisten Arten noch während der Embryonalentwicklung entweder völlig zu Grunde oder persistirt nur in relativ unbedeutenden Muskeln (wie der M. subspinalis und die M. interbasales, deren genaue Erforschung wir Fürbringer verdanken), zu deren Herstellung durch die hinteren Occipitalsomite es keiner so ausgeprägten Entwicklungsarbeit bedurfte, wie z. B. zu der der auf sie folgenden Rumpfsegmente mit ihren mächtigen Seitenmuskeln und der Muskulatur der vorderen Extremität.

Digitized by Google

Der Unterschied dieser Entwicklungsarbeit zwischen Rumpf- und Kopfmyotomen giebt sich nun nicht nur während der Embryonalentwicklung kund, sondern er zeigt sich schon in der ersten Anlage des Kopfmesoderms. Gelangten alle Kopfmyotome noch zu einer wenn auch nur während des Embryonallebens bestehenden Muskulatur, so würden sie höchst wahrscheinlich noch alle in der Gestalt und Ausbildung der Occipitalsomite $u$—$z$ angelegt werden; aber die Somite vor $t$ bilden gar keine Muskeln mehr — die Augenmuskeln ausgenommen —, verlieren desshalb schon sehr frühzeitig ihre individuelle Unabhängigkeit und gehen in der Herstellung des Bindegewebes des mittleren Theils des Kopfes auf. Die so veränderte prospectivische Potenz greift also schon in die ersten embryonalen Stadien dieser Partie des Kopfmesoderms ein und hemmt die allerersten Schritte zur Bildung getrennter Somite. Wir sahen auf pag. 46, dass selbst die regelmäßig gebildeten und geformten Rumpfsomite, welche schließlich in Reih und Glied wie Soldaten aufmarschiren, doch nicht auf einmal, wie Krystalle, durch eine Querfurche aus dem Mesoderm isolirt werden, sondern dass anfänglich eine Anzahl von unregelmäßigen, wenig tief eindringenden Spalten zwischen den Mesodermzellen auftreten, die sich erst nach und nach mit einander verbinden und langsam anfänglich unregelmäßig geformte, erst allmählich zu halbwegs regelrechten Würfeln sich gestaltende Abschnitte isoliren. Wo die prospectivische Potenz auf die Bildung eines regelmäßigen Abschnittes der Rumpfmuskulatur und zugehöriger Skeletbildung ausgeht, wird zunächst der Würfel des Urwirbels gestaltet, seine mediale Lamelle schreitet zur Myotom-, seine laterale zur Cutisbildung fort, Sklero- und Nephrotome entwickeln sich in graduellem Fortschritte, und so vollzieht sich der typische Entwicklungsgang des Rumpfmetamers. Wo aber die prospectivische Potenz eine wesentlich andere und vergleichsweise viel eingeschränktere geworden ist, wie in der Gegend der Ohrblase, wo keinerlei Muskulatur, wohl aber eine Masse von Knorpel gebildet wird, der keine segmental-regelmäßige Gliederung, sondern eine möglichst feste, die von ihm umschlossenen nervösen Gebilde vor Zerrung oder Druck schützende Hülle bilden soll, da bedarf es keiner getrennter Urwirbel mehr, und die Hemmung der ursprünglich bestanden habenden Processe kann schon bis in die allerersten Anfänge der Furchenbildung zurückgreifen. Und wenn wir uns erinnern, dass bei der Urwirbelbildung die kleinen anfänglichen Furchen eben nicht die Continuität der beiden Mesodermblätter völlig aufheben, vielmehr nur Falten

Digitized by Google

theils in die mediale theils in die laterale oder auch in die dorsalen, beide verbindenden Bezirke einschieben, so werden wir leicht begreifen, wie es im Kopfmesoderm zu jenen langen, blasenförmigen Abschnitten kommen konnte, die wir als die dorsalen, den Myotomen der Occipital- und Rumpfsomite homologisirten Theile der vorderen Kopfhöhlen kennen, aus denen der M. rectus externus, der Obliquus superior und einige der anderen, aus der prämandibularen Kopfhöhle sich entwickelnden Muskeln entstehen, wie in einer späteren Arbeit eingehend beschrieben werden soll. Wir werden dann auch erfahren, wie viele Variationen bei diesem theils Rückbildungs- theils Fortbildungsprocess je nach den Arten, ja, sogar nach den Individuen und selbst in den beiden Antimeren der einzelnen Individuen sich einstellen, Variationen, welche auf der einen Seite viel Vorsicht und Kritik beanspruchen, um vor Missverständnis der einzelnen Stadien zu sichern, auf der anderen aber auch dazu befähigen, bei der Aufklärung des scheinbar unentwirrbaren Details der phylogenetischen Processe weiter vorzudringen, wenn die vergleichende Ontogenese mit reichem Materiale arbeitet und auf die kleinsten Einzelheiten Rücksicht nimmt.

Zwischen dem Extrem des Aufhörens der ursprünglichsten Furchenbildungen zur Isolirung der einzelnen Somite und der vollständigen Ausbildung aller ihrer an den Rumpfsomiten sich vollziehenden Differenzirungen giebt es nun aber eine große Reihe gradueller Unterschiede. Und so finden wir denn auch, wie die obige Darstellung der thatsächlichen Befunde gelehrt hat, in der Ausgestaltung der occipitalen Somite, um die es sich hier zunächst handelt, eine beträchtliche Reihe von Unterschieden, deren Erklärung auf Grund der hier dargelegten principiellen Auffassung uns obliegt, die wir jedenfalls zu versuchen haben.

Und da handelt es sich in erster Linie um die Unterschiede in der Zahl und Größe der Occipitalsomite bei den eigentlichen Haien und bei *Torpedo*.

Ich habe meine Darstellung der thatsächlichen Befunde absichtlich mit *Mustelus* und *Heptanchus* begonnen, da sie sich am ähnlichsten sind und nach der herrschenden, auf vergleichende anatomische Gesichtspunkte fundirten Anschauung als »primitivste« Selachier gelten. Die sonderbaren Fehlschlüsse, die allerorten auf den Aberglauben gegründet werden, an diesem oder jenem Selachier eine »primitivere« Form vor sich zu haben, und die daran geknüpfte Voraussetzung, dieselbe müsse desshalb auch in jeder Richtung



Digitized by Google

ursprünglichere Zustände ihrer Entwicklung aufweisen — sie haben auch dazu verführt, dass BRAUS, welcher die Bildung der Occipitalurwirbel am eingehendsten studirt hat, *Spinax niger* für den »primitivsten« der bisher untersuchten Selachier hält und von vorn herein die Differenzen, welche zwischen der Entwicklung der Occipitalsomite bei *Spinax*, *Acanthias*, *Pristiurus* und *Torpedo* bestehen, in einer Weise erklärt, welche den »abgeleiteten« Bau besonders der Batoiden als maßgebend auch für die Beurtheilung der uranfänglichen Entwicklungsprocesse der Somitbildung gelten lässt. Und da sich nun mehr Occipitalsomite bei *Torpedo* als bei *Spinax* finden, so wird diese Erscheinung nach GEGENBAUR-FÜRBRINGER'schen Anschauungen auf eine Einbeziehung weiterer Rumpfsomite in den Kopf- resp. Schädelbezirk gedeutet — eine Erklärung, die mit der »abgeleiteteren« Natur der Batoiden natürlich harmonirt.

Thatsächlich finden wir nun die Gliederung des Kopfmesoderms am besten erhalten bei den beiden Arten der Gattung *Torpedo* — am besten erhalten nämlich in dem Sinne, dass die deutlichsten Spuren der Urwirbelbildung auch am Vorderkopfe noch zu erkennen sind. Diese Entdeckung, welche ich vor 11 Jahren in der 15. Studie niederlegte, ist seitdem von anderen Forschern bestätigt worden. KILLIAN hat die große Zahl von Kopfmetameren am Kopfe der Embryonen von *T. ocellata* bestätigt, und SEVERTZOW hat an beiden Arten von *Torpedo* dasselbe gethan und dabei ausdrücklich constatirt, er habe sich durch die Vergleichung meiner damaligen Abbildungen mit seinen Präparaten von der großen Genauigkeit der ersteren überzeugt. Wenn trotzdem beide Autoren zu anderen Zahlen und Deutungen gelangt sind, als ich damals, so ist das im Wesentlichen mein Fehler, den KILLIAN eben so wie SEVERTZOW sofort richtig erkannt haben: ich habe nämlich damals die prämandibulare Kopfhöhle als in der mandibularen bereits enthalten geglaubt — ein allerdings sehr beträchtlicher Fehler, der natürlich meine Deutungen der Abschnitte der Mandibularhöhle wesentlich verändern musste. Die Theile, welche ich als Homologa der prämandibularen Höhle bei jenem Embryo von *T. marmorata* mit *r*, *w* und *x* bezeichnete, deutet SEVERTZOW als zur visceralen Region gehörig. Ob und wie weit er damit im Recht ist, lasse ich heute dahingestellt, da es einer umfangreichen Darstellung der höchst complicirten Entwicklung der Mandibularhöhle bedürfen wird, welche die nächste meiner »Studien« bringen soll, um sowohl die richtige Auffassung des Thatsächlichen als auch seiner morphologischen Deutung zu ermöglichen.

Digitized by Google

Wie sehr auch dabei ein umfassendes Vergleichungsmaterial fördert, werden die Darstellungen lehren, die ich von der Entwicklung dieser Region sowohl von *T. marmorata* als auch von *T. ocellata* beizubringen in der Lage bin.

Nun kann man ja aus diesem oder jenem Grunde den Zweifel hegen, ob diese Urwirbelbildung am Kopfe der *Torpedo*-Embryonen wirklich eine Recapitulation uralter Zustände des Wirbelthierkörpers vorstelle[1], und ob nicht vielleicht eine nachträgliche Pseudometamerisation aus uns unbekannten Gründen vorliege, welche keinerlei Geltung für phylogenetische Folgerungen involvire. Die neueste Tendenz der vergleichenden Anatomen, unbequeme Argumente, die auf ontogenetische Beobachtungen basirt werden, durch das Schlagwort »Cänogenese« wegzuschaffen, könnte vielleicht auch hierbei zur Anwendung gelangen. Aber man dürfte doch wohl fragen, welche cänogenetischen Ziele durch eine solche, schließlich doch auch nur vorübergehende, Metamerisation des Kopfmesoderms erreicht werden sollen, da weder an den Vorderkopfhöhlen noch am Occipitalmesoderm, so weit ich sehen kann, diese deutlichere Urwirbelbildung irgend welche directe Beziehung zu den späteren Gestaltungen aufweist, die aus den bezüglichen Theilen hervorgehen. Cänogenese kann doch nur in solchen Vorgängen und da erblickt werden, wo entweder eine larvale Interpolation oder eine Abkürzung der Entwicklung definitiver Zustände vor sich geht, aber nicht in dem Nachweise, dass ein fundamentaler Vorgang auch noch an einem Theil einer Formation stattfindet, deren Haupttheil durchgehends von diesem Vorgange beherrscht wird. Es scheint denn auch, dass von keiner Seite mehr (vielleicht RABL ausgenommen) grundsätzlich an der Urwirbelbildung auch des Vorderkopfes der Selachierembryonen gezweifelt wird, dagegen Ungewissheit nur darüber bestehen geblieben ist, wie viel und welche Theile des Kopf-, besonders des Vorderkopf-Mesoderms durch primitive Somite dargestellt werden[2]. Und solche Zweifel sind nicht nur erlaubt, sondern durchaus berechtigt, da nicht nur die drei Autoren, welche bisher die *Torpedo*-Embryologie am eingehendsten dargestellt haben, unter sich verschiedener Meinung sind, sondern auch da die Fragen, um deren

[1] Vgl. FÜRBRINGER pag. 701 ff.

[2] FÜRBRINGER sagt sogar (pag. 708): »fast möchte man wünschen, dass der Nachweis gelänge, dass ein Theil der bei *Torpedo* gefundenen Myotome wirklich palingenetische Bedeutung besitze, nicht in der von DOHRN gegebenen Deutung als Augenmuskelsomite, aber als postorbitale paläocraniale Myomeren.



Digitized by Google

Lösung es sich handelt, und die von der Auffassung, welche man den einzelnen Abschnitten des Kopfmesoderms zu Theil werden lässt, wesentlich bedingt werden, zu den schwersten und tiefgreifendsten der gesammten Wirbelthiermorphologie gehören.

Wenn wir aber die Urwirbelbildung am Kopfmesoderm von *Torpedo* nicht als etwas Cänogenetisches, vielmehr als eine Recapitulation uranfänglicher Structurverhältnisse des Kopfes der Wirbelthiervorfahren ansehen dürfen, so tritt sofort die Frage auf, wie die Unterschiede der Segmentation bei den verschiedenen Selachiern zu erklären seien, und wie es komme, dass die anscheinend so abgeleiteten Batoiden im Besitz einer so archaistischen Formation geblieben sind, von der die scheinbar viel primitiveren Squaliden, *Heptanchus* eingeschlossen, bisher wenigstens, nichts gezeigt haben.

Was die letztere Frage anbelangt, so wird sie uns vielleicht zu der Einsicht verhelfen, dass die herkömmlichen Behauptungen von »primitiveren« Thierformen recht sehr auf die Goldwage zu legen seien, und dass wir herzlich wenig Kriterien besitzen, um zwischen Thieren der gleichen Organisationsstufe a priori unterscheiden zu können, ob dieser oder jener Entwicklungsvorgang ein größeres oder geringeres Recht auf Zuerkennung der Bewahrung primitiverer Elemente habe. Nur sorgfältige Vergleichung der Entwicklungszustände selbst und das Abwägen aller Unterschiede kann eine solche Abschätzung ermöglichen — und dabei wird dem Zweifel auch da noch Raum übrig bleiben, wo scheinbar selbstverständliche Argumente vorliegen — ja vielleicht da erst recht; es ist desshalb vielleicht ganz besonders lehrreich, dass die Embryonen von *Heptanchus*, auf deren Erforschung die ganze morphologische Welt die höchsten Erwartungen gesetzt hatte, in der Frage der primitiven Mesodermbildung des Kopfes im Stich lassen, während die von den vergleichend-anatomischen Bauleuten verworfenen Batoiden gerade dafür sich als Eckstein erweisen. Und dass sie noch für eine Reihe anderer und recht fundamentaler Fragen ähnliche Bedeutung gewinnen, erweist sich auch durch die bei *T. ocellata* aufgefundenen Reste der Vagusspinalganglien und wird sich im Fortgange dieser Untersuchungen noch weiter zeigen[1].

Wie es möglicher Weise zu erklären sei, dass zwischen *Torpedo*

[1] Dass übrigens auch GEGENBAUR unter gewissen Umständen primitivere Zustände für *Torpedo* zugiebt — aber nur gegenüber anderen Rochen — lehrt seine Auseinandersetzung über das Hyomandibulare. Principiell spricht er sich darüber aus Vergl. Anat. d. Wirbelth. 1. Bd. pag. 334.

Digitized by Google

und den Haien ein so großer Unterschied in der Zahl und Beschaffenheit der Somite des Embryos sich findet, darüber hat schon SEVERTZOW eine Reihe von Erwägungen angestellt, welche ihn aber zu keiner Entscheidung geführt haben. Seine Erwägungen gipfeln in der Aufstellung zweier Hypothesen. »Nach der ersten Hypothese ist *Torpedo* eine secundär umgewandelte Form, bei welcher in Folge des Processes der allgemeinen Körperverkürzung eine größere Zahl von Segmenten in den Kopf eingerückt ist, als bei den Haien. Nach der zweiten Hypothese ist die große Zahl der Somite der oticalen und der postoticalen Region eine primitive Erscheinung, welche bei den Haien (*Acanthias*) und bei den Rochen (*Torpedo*) beobachtet wird. Dabei wird der Process des Einrückens von Rumpfmetameren in die Occipitalregion von *Torpedo* auch hier beobachtet, obgleich in geringerem Grade: es tritt nämlich hier bei *Torpedo* ein Rumpfsegment mehr ein, als bei *Acanthias*, und um zwei mehr, als bei *Pristiurus*. Die wahrscheinlichen Ursachen dieses Processes sind oben angeführt worden. Welche von diesen zwei Hypothesen sich als der Wirklichkeit entsprechend erweisen wird, muss eine wiederholte Untersuchung der Metamerie des Kopfes der Haie zeigen« (l. c. pag. 427).

Es ist SEVERTZOW entgangen, dass noch eine andere Möglichkeit vorlag, als die der von ihm angenommenen Alternative: nämlich die in der vorliegenden Arbeit zur Durchführung gelangte Hypothese einer größeren Verschmelzung von Somiten bei den Haien resp. einer treuer bewahrten Selbständigkeit primitiver Somite bei *Torpedo*. Dass SEVERTZOW nicht auf diese Lösung des ihm klar vor Augen stehenden Problems verfallen ist, bleibt um so auffallender, als er die geringere Größe der *Torpedo*-Somite gegenüber denen der Haie ausdrücklich betont. Er sagt pag. 422: »Als auf eine wahrscheinliche Ursache dieser Einrückung der Segmente« (nämlich vorderer Rumpfsegmente in den Kopfbezirk) »können wir auf die Thatsache der allgemeinen Verkürzung des *Torpedo*-Körpers hinweisen. Dabei ist merkwürdig, dass der genannte Process sich nicht so stark in der Zahl der Somite, als in der Länge jedes Somits abspiegelt, was man auf folgende Weise durchprüfen kann.« SEVERTZOW misst dann die durchschnittliche Länge des Somits von *Torpedo* an dem Durchmesser des Auges und vergleicht die gefundenen Werthe mit den auf gleiche Weise erhaltenen Zahlen bei *Acanthias:* es ergiebt sich dabei, dass die Somite bei *Torpedo* fast nur halb so lang sind als die von *Acanthias*. SEVERTZOW erwähnt zwar, dass er bei dieser Messung Embryonen benutzte, welche erst

Digitized by Google

zwei Kiemensäcke gebildet hatten, wodurch wir allerdings einen relativ festen Punkt gewinnen, aber er sagt uns nicht, welche Somite er herausgegriffen hat, um diese Maße zu gewinnen. Und doch sind die Somite bei den Selachiern von sehr verschiedener Länge, wie meine obigen Darstellungen erweisen, wobei ich freilich nur bedauern kann, keine oder nur sehr ungeeignete Stadien der *Acanthias*-Entwicklung zur Verfügung gehabt zu haben.

Wie viel oder wie wenig Rumpfsomite in den Kopfbezirk einbezogen werden müssen, will man ein genaues vergleichend anatomisches Bild von der Constitution des Schädels haben, mag einstweilen dahingestellt bleiben: die Frage hat, offen gestanden, für die Aufdeckung der urgeschichtlichen Processe des Wirbelthierkopfes nicht das Interesse, welches ihr gerade in den letzten Arbeiten von FÜRBRINGER, BRAUS und vielleicht auch SEVERTZOW u. A. auf Grund anderer Fragstellung zugemessen wird. Denn nicht um den Kopf, sondern um den Schädel handelt es sich bei den Ermittlungen, ob dieser oder jener Nerv noch durch ein besonderes Foramen des Craniums oder bereits außerhalb der Grenze des Craniums verläuft. Diese Ermittlungen haben an sich gewiss ein beträchtliches vergleichend anatomisches Interesse, aber ein phylogenetisches nur, so weit es sich um die Feststellung der Processe handelt, welche zur Schädelbildung geführt haben. Will man, was ja wohl möglich und auch unter manchem Gesichtspunkt rationell sein kann, den Begriff Kopfbezirk mit dem Begriff Schädel congruiren, so thut man das auf Grund historischer Gesichtspunkte, denn das sogenannte Kopfproblem der modernen Morphologie war von Hause aus nur das Schädelproblem in der GOETHE-OKEN'schen Fassung. Es dieser allzu engen Fassung entkleidet und die negativen Gesichtspunkte in ihr Recht eingesetzt zu haben, bleibt das Verdienst HUXLEY'S, während GEGENBAUR den epochemachenden Anfang der Umgestaltung des Problems zu seiner gegenwärtigen Gestalt bewirkt hat. Aber so lange noch Erörterungen über Primordialcranium, Neocranium, Palaeocranium einen wesentlichen Theil der Discussionen bilden, so lange handelt es sich, wenigstens für meine Anschauungen, nicht um die Aufdeckung urgeschichtlicher Processe, sondern um Fragen, welche intra muros der Wirbelthiergeschichte zur Lösung gelangen werden, aber schwerlich dazu gelangen können ohne eine vorgängige Entscheidung der urgeschichtlichen Probleme, die noch heute so wie vor einigen dreißig Jahren, als ich anfing, mich mit diesen Problemen zu

Digitized by Google

beschäftigen, in der Frage gipfeln: ist der Mund der Wirbelthiere der ursprüngliche Mund oder ist er aus einem oder mehreren Paaren median verschmolzener Kiemenspalten hervorgegangen? Diese Frage, unbeirrt durch das allgemeine Anathema, das meinen bisherigen Versuchen zu ihrer Lösung entgegengebracht ward, von Neuem zu stellen und in meiner nächsten Arbeit von Neuem zu beantworten, dazu befähigt mich mehr als je meine seit drei Jahren wieder aufgenommene Bearbeitung der Selachierembryogenese, deren erste Resultate die vorliegenden Studien sind.

Nicht also, wie viel Rumpfsomite in die Formation des Wirbelthier*schädels* aufgenommen worden sind, bildet für mich das Motiv der Untersuchung, sondern welche Minimalzahl primitiver den Rumpfsomiten homodynamer Somite in den *gesammten Kopf* aufgegangen sind, welche Umformungen sie erlebt, und — freilich von anderen Gesichtspunkten aus — wie es zu begreifen sei, dass über eine anscheinend so einfache Frage so unermesslich lange Discussionen stattfinden konnten.

Die Grenze des Kopfbezirks danach bestimmen zu wollen, wie viel ursprünglich discrete Wirbelknorpel dem später entstehenden Cranium angegliedert oder einverleibt werden, verbietet von selbst, eine solche Grenze in den jüngeren Embryonalstadien aufzusuchen, in denen es noch keinen Knorpel giebt. Wir müssen desshalb eine Grenzbestimmung aus Elementen zu gewinnen trachten, welche eine phylogenetisch ältere Geschichte haben und desswegen schon in viel früheren ontogenetischen Stadien beobachtbar werden, als die Knorpelbildung des Craniums oder der Wirbel. Als ein solcher Punkt erscheint die hintere Grenze der *Vagusplatte*, deren Bedeutung für den Aufbau und die Geschichte des Wirbelthierkörpers mindestens eben so wichtig ist wie alle späteren Knorpel- oder Knochenbildungen. Wenn es auch nicht ausgeschlossen, vielmehr sogar wahrscheinlich ist, dass auch die Vagusplatte einstmals eine viel größere Ausdehnung caudalwärts besaß, — ihre oben dargestellten Entwicklungsphänomene liefern gerade in dieser Richtung neue Anzeichen — und dass ihre gegenwärtige Begrenzung nur als ein *relativ* fester Punkt erscheint, so darf doch vielleicht für die Ermittelung der uns hier beschäftigenden Fragen in den gegenseitigen Lagerungsverhältnissen der Occipitalsomite und der hinteren Grenze der Vagusplatte der Punkt erblickt werden, von dem aus Zählungen frontal- und caudalwärts mit *einiger* Aussicht auf Zuverlässigkeit unternommen werden können.

Digitized by Google

Bei einer solchen Orientirung entspricht das von FÜRBRINGER und BRAUS mit dem Buchstaben *u* belegte Somit dem Punkt, von welchem aus caudalwärts bis zur vordersten Anlage der Kopfniere, frontalwärts bis zur Ohrblase Occipitalsomite gezählt werden können, während unter der Ohrblase der todte Punkt der Kopfsomite und davor die eigentlichen Vorderkopfsomite zu erblicken sind. Es wird späterer Ermittlung bedürfen, wie die Kopfnierenbildung frontalwärts am besten zu begrenzen ist, da man schwerlich bezweifeln darf, dass auch die Nierenbildung nicht zufällig an irgend einem mitten im Körper liegenden Metamer begonnen hat, sondern von Anfang an einen integrirenden Theil der Organisation aller Metameren gebildet hat. Welche Einflüsse dahin geführt haben, die Nierenbildung nur auf den eigentlichen Rumpftheil einzuschränken, wird sich möglicher Weise noch anschaulich machen lassen — aber auch eine solche Einsicht werden wir nur gewinnen können, wenn die Fundamentalfrage über die Mundbildung der Wirbelthiere und ihrer Vorfahren gelöst sein wird.

Nehmen wir also die oben genannten drei Punkte (Vornierenanfang, hintere Grenze der Vagusplatte und Mitte der Ohrblase) als relativ feste Punkte an, so erhalten wir die Möglichkeit, Zahl und Größe bestimmter Somite bei den einzelnen Selachiern in Stadien bestimmen zu können, welche beträchtlich jünger sind, als diejenigen, deren Schädelknorpelbildung bereits begonnen hat. Immerhin aber ist damit noch nicht das ganze Problem gelöst, denn auch die Vagusanlage tritt erst in Stadien auf, welche bereits vielerlei Unterschiede und Ungleichheiten in der Somitbildung offenbaren. Ich habe mich bisher vergeblich bemüht, ein sicheres Kriterium aufzufinden, das schon im allerersten Anfang der Somitbildung eine Handhabe für die Entscheidung böte, welches Somit z. B. dem Buchstaben *u* entspräche, welches als *v*, resp. als *t* zu bezeichnen sei. Ob das überhaupt je mit Sicherheit bestimmt werden könne, wenn es sich um Embryonen von 1—2 mm Länge handelt, bei denen noch nicht einmal ein Anfang zur Medullarrohrbildung geschehen ist, erscheint mir zweifelhaft — und desshalb wird den Versuchen in dieser Richtung ein Element der Unsicherheit wohl immer anhaften bleiben.

Das ist um so mehr zu bedauern, als, wie die voranstehenden thatsächlichen Beobachtungen beweisen, unvollkommene Theilungen resp. Verschmelzungen von Somiten schon während des ersten Auftretens constatirt werden können. Gerade die interessantesten

Digitized by Google

Formen der unvollkommenen Theilung sind diejenigen, welche bei Embryonen von 1 mm Länge auftreten in Gestalt von Somiten, welche eine Schicht Zellen als mittlere Querwand besitzen, wodurch ein größerer und ein kleinerer Abschnitt gebildet wird; dem kleineren Abschnitt fehlt also eine seiner ihm normaler Weise zukommenden Querwände (Taf. 10 Fig. 3). Unterbliebe die Bildung dieser einreihigen Querwand vollständig, so hätten wir überhaupt nur ein einziges Somit vor uns, dessen Größe freilich immer den Verdacht erwecken würde, es sei aus dem Material zweier ursprünglicher Somite aufgebaut. Die Höhle eines solchen Somits ist dann beträchtlich in die Länge gezogen, erscheint eventuell bisquitförmig — und solcher Höhlen fanden sich eine ganze Anzahl bei den verschiedenen Selachierembryonen, aber fast immer nur in der Region der Occipitalsomite *v—t*. Verbinden sich noch mehr Somite zu einer solchen Einheit unter Wegfall der Querwandbildung, so wachsen die Urwirbelhöhlen zu Längsspalten aus, wie wir sie meist am Vorderkopf finden, wie wir sie aber auch z. B. bei einem Embryo von *Heptanchus* bis zur Region des Occipitalsomits *v* angetroffen haben. Werden dann diese Längsspalten geräumiger, so entstehen aus ihnen die Höhlen der vorderen Kopfsegmente, welche mitunter geradezu abenteuerlichen Umfang erreichen und mit den ihnen anhängenden Hohlräumen der Seitenplatten sich sogar zu den sonderbarsten Bildungen ausgestalten, deren morphologische oder physiologische Motive zunächst völlig unerfindlich sind. Dass aber solche Blasenbildungen keine Eigenthümlichkeit des Vorderkopfmesoderms sind, lehren die Blasen an den dorsalen Kuppen der Occipitalsomite der *Heptanchus*-Embryonen (vgl. pag. 26 Taf. 4 Fig. 5 u. 7), die ihrerseits freilich nur eine ins Ungemessene fortschreitende Ausbildung der bei allen Selachier-Embryonen sich findenden dorsalen Hohlräume der Rumpfsomite sind. Wesshalb derlei Hohlräume gebildet werden, ob sie vielleicht eine physiologische Bedeutung für das Leben der Embryonen haben, bleibe dahingestellt.

Auf vergleichende Beurtheilung der Blasenbildung des Vorderkopfmesoderms kann ich mich an dieser Stelle nicht einlassen; derselben müsste eine sorgfältige Darstellung der Entstehung dieser Blasen bei den einzelnen Selachierarten vorausgehen, dieselbe bleibt indessen der nächsten Arbeit vorbehalten. Mittheilen will ich nur, dass auch in dieser Richtung die *Torpedo*-Embryonen ziemlich isolirt erscheinen, allem Anscheine nach aber relativ ursprünglichere Verhältnisse beibehalten haben. In der Region der Occipitalsomite

Digitized by Google

haben wir nur ausnahmsweise, besonders bei *Heptanchus* und *Mustelus*, mit Blasenbildung zu thun, da die Verschmelzung oder unvollkommene Theilung selten mehr als zwei primitive Somite auf einmal betrifft.

Wichtig ist es, festzustellen, dass gerade bei den Occipitalsomiten unvollkommene Theilungen noch in späteren Stadien gefunden werden und unzweideutig als solche daran zu erkennen sind, dass entweder nur die laterale Lamelle getheilt erscheint, oder aber die dorsale Wandung durch eine oder zwei mäßig tief eindringende Falten in zwei oder drei Abschnitte getrennt wird. Häufig genug gehen auch von einem Somit zwei Seitenplattenabschnitte ventral ab, am seltensten aber weist die mediale, das Myotom bildende Lamelle, bei sonstiger Einheit der übrigen Theile, eine Trennung in zwei muskelbildende Abschnitte auf. Immerhin kommt auch das mehrfach vor; ich brauche nur auf die von *Mustelus* beschriebenen und abgebildeten Verhältnisse (pag. 15, Taf. II Fig. 4—9 $v, v_1$) hinzuweisen, um auch solche Fälle anschaulich zu machen.

Besondere Erwähnung verdienen noch die hauptsächlich bei *Torpedo* vorkommenden Fälle kleinerer und ganz kleiner Somite, die zwischen den größeren Occipitalsomiten beobachtet werden (Taf. 5 Fig. 11 u. 12 und Taf. 7 Fig. 3—6 $\alpha$). Sie scheinen wie eine Art Knospen an ihren Nachbarn zu sitzen, oft nur dorsal oder lateral, mitunter auch medial vorzukommen. Sie sind aber gerade darum interessant, weil sie die Vorstellung begründen, dass auch die Zahl der Occipitalsomite von *Torpedo* nicht eine ursprüngliche ist, sondern bereits Verschmelzungen oder unvollkommene Theilungen aufweist — wesshalb ich auch schon in meiner früheren Arbeit (15. Studie pag. 365) darauf hinwies, dass wir wohl ein Minimum von ursprünglichen Kopfsomiten, aber schwerlich das Maximum oder eine Normalzahl anzugeben in den Stand gesetzt werden würden. Die Umgestaltungen des vorderen Körperendes, auch der Selachier, sind viel zu bedeutend und treten viel zu früh in der Entwicklung des Embryos auf, als dass wir nicht die Wahrscheinlichkeit in Betracht ziehen müssten, es könnten bei der phylogenetischen Concentrationsarbeit im Kopfgebiet der Selachiervorfahren auch noch eine größere Zahl von Metameren vorhanden gewesen sein, als sie *Torpedo* uns offenbart.

Aus all diesen Gründen brauchen wir also nicht erstaunt zu sein, wenn die Zählung der Somite des Kopfes schwierig ist, und eine Übereinstimmung der Autoren über die Zahl bisher nicht gewonnen ward. Wenn die beiden Seiten desselben Embryos in der Zahl der mehr oder weniger deutlich geschiedenen Somite Unter-

Digitized by Google

schiede aufweisen, und wenn Embryonen derselben Art, sogar im gleichen Stadium, solche Varianten in Menge erkennen lassen, so ist es nicht zu verwundern, das zwischen weiter aus einander liegenden Gruppen oder Typen der Selachier ein bestimmterer Unterschied in Zahl und damit auch Größe der Occipitalsomite angetroffen wird, und wir brauchen zur Erklärung dieses Unterschiedes nicht zu der SEVERTZOW'schen Hypothese zu greifen, es seien in den Kopf der Rochen, in Folge der Verkürzung der Körperlänge, eine größere Zahl von Somiten eingerückt, als bei den Haien.

Wesshalb die »Verkürzung der Körperlänge« mehr Somite in den Kopf einrücken lassen soll, als normaler Weise ihm zukommen, kann ich nicht verstehen und sehe in diesem Argument des sonst so vorurtheilsfreien SEVERTZOW nur die Bestätigung davon, wie fest das auf vergl.-anatomischer Basis geschaffene Dogma vom »Einrücken der vordersten Rumpfsegmente« in den Kopfbezirk wurzelt. *Spinax niger* und *Pristiurus* sind um nichts länger, eher kürzer, als voll ausgewachsene Exemplare von *Torpedo marmorata*, und doch sind ihre Occipitalsomite nicht zahlreicher als die des doppelt und dreifach so langen *Mustelus;* und *Selache maxima*, *Odontaspis*, *Hexanchus* haben schwerlich weniger Occipitalsomite als *Spinax* und *Pristiurus*, die großen *Raja batis* und *Cephaloptera diurna* weniger, als die kleinen *Raja asterias* oder *Torpedo ocellata.* Die Körperlänge mag wohl zu der Gesammtzahl aller Somite in irgend einem Verhältnis stehen, übt aber schwerlich auf die morphologischen Beziehungen in der Occipitalregion einen reducirenden oder sonst umgestaltenden Einfluss aus. Wie weit die Größenunterschiede der einzelnen Selachier — und eben so anderer Vertebraten — auf Zunahme in Größe und Ausdehnung aller oder bestimmter Regionen ihrer Metameren beruhen, und wie weit sie durch Vermehrung der Gesammtzahl dieser Metameren bewirkt werden, das mag ja wohl noch festzustellen sein, falls Gesichtspunkte höherer Art eine solche Feststellung wünschenswerth machen sollten — aber dass Verlängerung oder Verkürzung des Körpers so wesentliche structurelle Einflüsse hätten, wie sie hier von SEVERTZOW angenommen werden, ist um so unwahrscheinlicher, als diese Einflüsse sich dann sogar bis in die allerersten Vorgänge der Embryonalentwicklung geltend gemacht haben müssten.

Kann ich aber SEVERTZOW nicht zustimmen in der Annahme, die geringere Körpergröße von *Torpedo* begründe auch die relativ geringere Größe ihrer Somite und die Zunahme ihrer in den Kopf-

Digitized by Google

bereich eingerückten Zahl, so bin ich doch durchaus einverstanden mit der von ihm behaupteten Thatsache dieser größeren Zahl und habe desshalb schon oben (pag. 38) meine Vorbehalte gemacht, wie weit es angehe, die Buchstabenbezeichnung von FÜRBRINGER und BRAUS unterschiedlos auf Formen wie *Mustelus* und *Torpedo* anzuwenden.

Denn, wenn Unterschiede in der Zahl der im Kopfbezirk enthaltenen Somite bei den Selachiern bestehen, so ist es selbstverständlich, dass die Bezeichnungsweise mit rücklaufendem Alphabet, auch wenn dieselbe von einem allen Formen gemeinsamen Anfangspunkt ausgeht, doch an irgend einer oder gar mehreren Stellen Uncongruentes mit denselben Buchstaben bezeichnen muss. Und wie sehr das der Fall ist, sahen wir bei den Somiten, die wir mit *u*, *t*, *s*, *r*, *q*, *p* zu bezeichnen hatten. Während bei den Spinaciden nach BRAUS von Anfang an nur *u* und *t* lateralwärts von der beginnenden Vagusplatte bedeckt werden, und *u* caudal über den Hinterrand des Vagus vorragt, *t* frontal aber kaum vom Glossopharyngeus ganz bedeckt wird, finden sich die Myotome *u*, *t* und *s* bei *Torpedo* medial von der Vagusplatte im engeren Sinne gelagert, und der Glossopharyngeus kreuzt Mesodermgebiete, welche wir den Somiten *r*, *p* und *q* gleichsetzen müssten, wären diese Mesodermgebiete noch als Somite so scharf zu unterscheiden, wie die als *u*, *t* und *s* bezeichneten. Sie bilden aber keine Muskelfasern mehr, lösen sich vielmehr frühzeitig zu Bindegewebe auf, aus dem Fascien, Cutis und vielleicht noch andere Gewebselemente hervorgehen.

Wir können also nicht daran zweifeln, dass mehr Somite im Kopfbezirk, speciell im Occipitalbezirk von *Torpedo* enthalten sind, als in dem der Haie, wie *Spinax*, *Mustelus*, *Heptanchus*, *Pristiurus* u. A.

Wie ist dieses auffallende Factum nun zu erklären, wenn die SEVERTZOW'sche Erklärungsweise als unzulässig erscheint?

Es wird Niemand, der mir bis hierher gefolgt ist, zweifelhaft sein, welche Erklärung meiner Anschauung nach allein gegeben werden kann. Bei den Haien, so weit dieselben bisher untersucht sind, findet eine größere Zusammenziehung oder Verschmelzung ursprünglich getrennter Somite statt, als bei *Torpedo*, welche die primitiveren Zustände treuer bewahrt hat, als die Haie. Wenn also SEVERTZOW sagt, die Verkürzung des *Torpedo*-Körpers (in der Rumpf- und Kopfregion) habe sich hauptsächlich in der Länge der Somite abgespiegelt, so mag es wahr sein, dass die absolute Länge der

Digitized by Google

Somite bei kleineren Formen eben auch eine geringere ist, als bei den größeren, aber diese Verkleinerung der Dimensionen bezieht sich nicht allein auf die Somite, vielmehr — der Natur der Sache nach — auch auf alle anderen Organe, so weit sie nicht specifische, mit der Natur der *Torpedo*-Organisation zusammenhängende, fortschreitende Entwicklung genommen haben. SEVERTZOW fährt fort: »Die Breite der Visceralsäcke bei den *Torpedo*-Embryonen im Vergleich mit den entsprechenden Gebilden der Haie und die Anordnung der anderen Organe des Kopfes, insbesondere der Anlagen der Kopfnerven, führt uns zu dem Schluss, dass die allgemeinen Dimensionen des *Torpedo*-Kopfes sich in geringerem Maße verkürzt haben, als die Somitenlänge. Dadurch kann man, wie mir scheint, die von uns constatirte Thatsache erklären, dass auf eine gegebene Region des Kopfes (z. B. zwischen dem Spiracularsack und dem zweiten Visceralsack) bei *Torpedo* eine größere Somitenzahl kommt, als bei den Haien; bei *Torpedo* hat sich die Länge der einzelnen Somite in größerem Maße verringert, als die Dimensionen anderer Organe des Kopfes, und desswegen ist bei der allgemeinen Verkürzung des Körpers eine größere Zahl von Rumpfsomiten in den Kopf eingerückt als bei den Haien, und die ganze Reihe der Kopfsomite ist in rostraler Richtung vorgerückt. Im Zusammenhang damit reducirt sich bei den Rochen eine größere Zahl von Kopfsomiten, an deren Stelle die vorderen Rumpfsegmente eintreten.«

Hätte wirklich ein solches »Einrücken« der Somite in den Bereich des Kopfes bei *Torpedo* im Unterschied zu den Haien stattgefunden, so müssten wir also annehmen, dass das Somit, welches mit dem Hinterrand der Vagusplatte abschließt, nicht *u* sondern — da nach SEVERTZOW zwei Rumpfsomite in den Occipitalbezirk einbezogen sein sollen — *w* zu heißen habe. Es müssten dann also auch die Somite, welche die Kopfniere produciren, um zwei Stück weiter nach vorn gerückt sein. Nun finden wir aber, dass dies keineswegs der Fall ist, dass vielmehr die Entfernung des vordersten, eine Kopfnierenanlage besitzenden Rumpfsegmentes eben so groß ist, wie bei den Haien, d. h. dass eben so viel Somite zwischen der Vagusplatte und dem Kopfnierenanfang sich finden, wie bei den Haien. Wir müssten also, um consequent zu sein, annehmen, dass auch die Kopfnierenanlage sich um zwei Metameren weiter nach hinten verschoben habe; und damit nicht genug, müsste entweder die Kopfniere sich auf weniger Somite erstrecken, oder auch die

Digitized by Google

Urniere müsste sich gleichfalls verschieben — kurz eine gründliche Revolution müsste stattgefunden haben, für die irgend einen plausiblen Grund zu erfinden wohl recht schwierig sein dürfte.

Fassen wir dagegen ins Auge, welche Unterschiede in der Somitbildung des Kopfes bei den einzelnen Squaliden, ja sogar bei den Individuen derselben Art, und, wie schon oft hervorgehoben ward, sogar auf den beiden Seiten desselben Individuums sich finden, wie viele Verschmelzungen oder unvollkommene Theilungen sich haben constatiren lassen, so ist es gewiss viel einfacher, den Unterschied in der Zahl der Kopfsomite der Squaliden und Batoiden auf die von mir erstrebte Weise zu erklären — zumal da eine solche Erklärung keinerlei sonstige Eingriffe in die Deutung der Gesammtorganisation voraussetzt. Und diese Erklärung ist so sehr viel natürlicher, weil sie sich auf einen Process stützt, der im Princip als gültig angenommen wird auch von den sonst sich schroff gegenüberstehenden Vertretern der verschiedenen morphologischen Schulen.

Schon in seiner Arbeit über die »Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten etc.« aus dem Jahre 1895 hat sich Severtzow eingehend mit den hier erörterten Problemen beschäftigt. Es heißt dort auf pag. 90: »— die Beziehung der mesodermalen Segmente zum Gehörorgan scheint eine bei Weitem nicht constante zu sein, da zwischen der Gehörblase und dem vorderen oberen Bogen der occipitalen Region sich bei den Haien drei (das V., VI. und VII. Somit), bei den Amphibien und Vögeln aber nur zwei Somite befinden; bei den Amphibien (Anura) und Vögeln befindet sich in der prootischen Region noch ein mesodermales Segment. Es entsteht die Frage: welchem Umstand soll man solche Veränderungen in den gegenseitigen Beziehungen zwischen der Gehörblase und den Somiten zuschreiben? Ist hier ein Somit zwischen dem ersten und zweiten Somit der Vögel und schwanzlosen Amphibien ausgefallen, oder hat hier nur eine Verschiebung der Somitenreihe in Bezug auf das Ohr stattgefunden? Alles, was wir in Bezug auf die Reduction der Somite wissen, deutet darauf hin, dass die Reduction ganz successiv vom vorderen Ende der Segmente nach hinten geht, so dass die Endglieder der Reihe allmählich eines nach dem anderen verschwinden; wir begegnen keinem Falle von Atrophie der Segmente innerhalb der Reihe. Desswegen hat auch die Voraussetzung, dass zwischen zwei sich erhaltenden Metameren ein Metamer spurlos verschwunden sei, für sich viel weniger Grund, als die Voraussetzung, dass die Lage der ganzen Somitreihe in Bezug zur

Digitized by Google

Gehörblase sich verändert habe: in der That sind die Somite mit der Gehörblase nicht, wie z. B. mit dem Occipitalbogen oder den Wirbelbogen verbunden. Dass zwischen denselben Verschiebungen stattfinden können, beweist sich dadurch, dass bei den Neunaugen das Somit, welches nach seiner Innervirung zur metaotischen Region (das I. Somit des M. lateralis, das III. Segment HATSCHEK's) — nach seiner topographischen Lage zur prootischen Region gehört. Wodurch die vorwärts gerichtete Verschiebung der Somite bei Amphibien und Vögeln bedingt sein konnte, ist freilich sehr schwer zu sagen: vielleicht dass eine der Ursachen die Entwicklung des Gehörorgans war, vielleicht nahmen hieran auch andere Bedingungen Theil.« Und in einer Anmerkung fügt SEVERTZOW dieser Auseinandersetzung noch das Folgende bei: »Wie mir scheint, haben wir keinen Grund, vorauszusetzen, dass zwischen den palingenetischen Somiten v. WIJHE's (I—VI) und den cänogenetischen (VII—IX) ein Wegfallen der Segmente stattgefunden hat. Wir sehen eine vollkommen regelmäßige Anlage der Kopfsomite und ein eben so regelmäßiges Verschwinden derselben; in allen Fällen, wo die Reduction stattfindet, geht sie vom Ende der Reihe der Somite. Man kann mir einwenden, dass das vordere Glied der Somitreihe der Haie, welches dem M. rectus externus den Anfang giebt, sich erhält, während die folgenden Somite verschwinden (IV, V, VI v. WIJHE, HOFFMANN). Ich werde darauf bemerken, dass der M. rectus externus seine Function verändert hat, und (im definitiven Zustande) aufhörte, ein typisches Myotom zu sein; dass die Reduction im Kopf der Haie von vorn nach hinten geht, wird dadurch bewiesen, dass das IV. Somit sehr schnell, das V. später verschwindet, das VI. schon Muskelfasern giebt und verschwindet, das VII. sich im Laufe des ganzen Lebens erhält.«

Ich habe diese Darlegungen SEVERTZOW's so ausführlich wiedergegeben, einmal weil sie die Auffassung eines ziemlich unparteiischen Forschers ausdrücken, dann aber auch, weil sie den Ursprung seiner Hypothese bezüglich der vermehrten Somitzahl bei *Torpedo* erkennen lassen.

SEVERTZOW würde wahrscheinlich anders geurtheilt haben, wenn er nicht unter dem Einfluss der Doctrinen GEGENBAUR's stünde, welche in dem auch für andere Forscher maßgebenden Aufsatz »Die Metamerie des Kopfes etc.« (Morph. Jahrb. 1887) sich finden. Auch in seiner Arbeit über *Torpedo* hält er noch an einem Gegensatz des mandibularen und prämandibularen Segments der Selachier gegenüber

Digitized by Google

den übrigen Somiten fest. In dem M. rectus externus sieht er den Anfang der eigentlichen Somitreihe des Kopfes — und somit des Körpers —, lässt sich dadurch verführen, die Reduction der Somite als von vorn nach hinten fortschreitend anzunehmen, und sträubt sich, anzuerkennen, dass solche Reduction auch an anderen Stellen, zumal zwischen den sogenannten palingenetischen und cänogenetischen Somiten des Kopfes hätte Platz greifen können. Würde aber SEVERTZOW (und Andere mit ihm) auch noch den Glauben an die isolirte Stellung des mandibularen und prämandibularen Kopfsegments festhalten, wenn er erführe, dass der M. rectus externus in beträchtlichem, ja wesentlichstem Theil aus Elementen der Mandibularhöhle besteht? Dass die ganze mittlere Partie der Mandibularhöhle, welche zwischen M. obliquus superior und Adductor mandibulae sich findet, nicht, wie bisher fast alle Autoren unterschiedslos — auch SEVERTZOW einbegriffen — lehrten, zu Grunde geht, sondern sich als vorderstes und wesentlichstes Stück des M. rectus externus erhält? Dass es ohne jeden Zweifel sich so verhält, wird aber meine nächste Arbeit ausführlich darlegen. Der einzige Autor, der von dieser Umwandlung des mittleren Abschnittes der Mandibularhöhle etwas gesehen hat, ist Miss PLATT (vgl. ihren Aufsatz über *Acanthias* in: Journ. Morph. Boston Vol. 5 pag. 86), nur irrt sie in so fern, als sie den aus dieser Partie der Mandibularhöhle hervorgehenden Muskel, den sie beschreibt und abbildet, zu Grunde gehen lässt, während sich auf das deutlichste nachweisen lässt, dass er den vordersten Theil des Rectus externus bildet.

Was wird nun aus dem Satze, dass man das mandibulare und prämandibulare Segment der Selachier mit den übrigen Somiten des Körpers darum nicht homologisiren könne, »weil ihre weitere Entwicklung« entgegenstehe? Dass die Entwicklung der Mandibularhöhle eine andere ist, als die aller übrigen Somite, ist gewiss richtig, aber der Grund dieser Erscheinung liegt in der besonderen Function der Theile, die aus ihr hervorgehen, nicht in einer von Anfang an gegensätzlichen oder total verschiedenen morphologischen Anlage. Gewiss hat die Mandibularhöhle die allermerkwürdigsten Schicksale durch die Aufeinanderfolge von Functionswechseln erlebt, die sich an ihr vollzogen haben, und hat desshalb auch die auffallende Gestalt erhalten, die sie schon in den ersten Stadien ihrer embryonalen Entwicklung aufweist. Wer sich aber dadurch verführen lässt, ihr von Hause aus einen anderen Ursprung zu vindiciren, als ihn die übrigen Kopf- oder Rumpfsomite gehabt haben, der steht noch mit

Digitized by Google

einem Bein auf dem morphologischen Standpunkt der vergleichenden Anatomie, den ich früher einmal den prähistorischen (15. Studie pag. 365) genannt habe, mit dem andern aber auf dem Flugsand willkürlicher Annahmen und Vermuthungen — er kommt nothwendiger Weise zu Falle.

Wenn also der M. rectus externus und mit ihm die Somite, welche nach SEVERTZOW der 3. Kopfhöhle VAN WIJHE's entsprechen, nicht die vordersten Somite sind, so fällt damit die Theorie, dass die Reduction der Kopfsomite von vorn nach hinten, nicht aber innerhalb der Reihe stattfände oder stattgefunden haben könne, und wir dürfen uns getrost nach Anzeichen einer solchen vorausgesetzten Reduction innerhalb der Reihe umsehen. Worin aber besteht dieser Process der Reduction? Was heißt »spurloses Verschwinden eines Metamers?« Ist ein solches spurlos verschwunden, wenn es sich mit einem oder beiden seiner Nachbarn zu einer äußerlich nicht trennbaren, räumlichen Einheit verbindet? Ist es spurlos verschwunden, wenn es wie eine Knospe einem größeren Nachbarn aufsitzt? ist es spurlos verschwunden, wenn es in der allerersten Anlage mit unvollkommener Ausbildung seiner Wandungen einem vorderen oder hinteren vollständigen Metamer sich gleichsam »anlöthet«? Ein »spurloses« Verschwinden kann in keinem dieser Fälle angenommen werden, und wie häufig solche Fälle eintreten wird der Leser der ersten Bogen dieser Arbeit erfahren haben. Aber vielleicht wird man sagen, allerdings könne ein Metamer auch spurlos verschwinden, wenn nämlich keine Spur seiner ursprünglichen Selbständigkeit mehr übrig bleibe, wenn die es früher gebildet habenden Zellen ohne irgend welche Spur einer Trennung in den Aufbau eines Nachbarmetamers aufgehen, dieses Nachbarsegment durch solches Aufsaugen zwar beträchtlich an Größe zunehme, aber doch eben nur ein, räumlich unterscheidbares, Metamer darstelle.

Als solche Metameren erscheinen mir in der That die großen Occipitalsomite, welche schon von Anfang an in ihrer Einheit größer angelegt werden, als die Rumpfsomite.

Wollte man den Versuch machen, ihre bedeutendere Größe aus der Wichtigkeit ihrer späteren Function herzuleiten, so glaube ich kaum, dass man zu sehr befriedigenden Ergebnissen gelangen wird, denn die aus ihnen hervorgehende Muskulatur reducirt sich entweder zu ganz geringer Bedeutung — dem M. subspinalis und den M. interbasales — oder verschwindet völlig. Statt also eine Rechtfertigung für die Größe der ersten Anlage dieser Somite in dem Umfang der



Digitized by Google

aus ihnen hervorgehenden Muskulatur zu erblicken, müsste gerade umgekehrt geschlossen werden: weil die aus diesen Somiten hervorgehenden Muskeln sehr reducirt werden, bei manchen Selachiern sogar völlig zu Grunde gehen, ist es wahrscheinlich, dass zu der außergewöhnlichen Größe ihrer Anlage latente Verschmelzungen oder unterbliebene Theilung beigetragen haben. Und ein solcher Schluss würde durchaus bündig sein im Hinblick auf die vielfachen und umfangreichen Verschmelzungen, welche das Mesoderm des Vorderkopfes erlitten hat, wie wir bereits wissen und später noch viel eingehender erfahren werden. Gerade die Bildung des M. rectus externus wird uns ein Paradigma von Somitverschmelzungen bieten, wie es bisher noch nicht ins Auge gefasst ward, und wenn bei vielen Squaliden nur eine umfangreiche Blase als frühes Stadium dieses Muskels erscheint, so darf man mit Recht auf eine Anzahl latent gebliebener Veränderungen schließen, die das Mesoderm des Vorderkopfes hier durchgemacht hat.

Wie aber »innerhalb der Reihe« Myotome theils mit ihren Nachbarn verschmelzen, theils als Myotome allmählich der Auflösung verfallen können, lehrt uns nicht nur der Augenschein, sondern auch die einfache und auch allerseits als gültig angenommene Betrachtung, dass überall da, wo die Beweglichkeit von Körpertheilen aus irgend welchen Gründen abnimmt oder gänzlich beseitigt wird, auch die Organe, welche die Bewegungen vermittelten, schwächer werden oder gänzlich schwinden — und diese Organe sind eben in erster Linie die Muskeln, in zweiter Linie die Gelenke. Beide schwinden pari passu und machen starren Verbindungen bisher gegen einander beweglicher Theile Platz. Solchen »starr gewordenen« Bezirken entspricht am Kopf die Gegend der Gehörblase, der ganze Vorderkopf und die Umgebung des Auges. In welcher Reihenfolge die Beweglichkeit aller dieser Theile aufgegeben ward, ist natürlich schwer festzustellen, aber ich halte es nicht für unmöglich, dass auch diesen Räthseln noch beträchtliche Lösungsbestandtheile abgewonnen werden könnten. Dass aber der Process des Starrwerdens, wenn er einmal an irgend einer Stelle des Körpers begonnen hat, sich leicht weiter fortpflanzt, lehrt die oberflächlichste Betrachtung der Skeletbildung sowohl der Wirbelthiere, wie der Arthropoden und anderer Thiere; desshalb hat ein allmähliches Fortschreiten der »Schädelbildung« auf Kosten der angrenzenden Rumpfwirbel durchaus nichts Überraschendes; Ungleichheiten in dieser Beziehung bei den einzelnen Gruppen der Selachier und noch mehr

Digitized by Google

bei anderen Vertebraten sind keine Probleme, die sachliche oder principielle Erklärungsschwierigkeiten böten.

Wenn uns dennoch solche Schwierigkeiten hier entgegentreten, so wurzeln dieselben nicht in den Thatsachen, sondern in den daran geknüpften Doctrinen. Di.se lernt man am besten kennen in GEGENBAUR's Aufsatz »Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelets« (Morph. Jahrb. 13. Bd. 1887). Ich citire die einschlägige Darstellung (pag. 93) der Wichtigkeit der principiellen Fragen wegen in extenso.

»Nachdem in der Kopfanlage der Selachier sowohl palingenetische als cänogenetische Befunde sich ergeben, erstere mehr in den vorderen, letztere mehr im hinteren Abschnitte derselben, wird die ontogenetische Forschung auf das richtige Maß ihres Werthes gesetzt. Es ergiebt sich von selbst die Grenze, bis zu welcher ihre Zeugnisse Gültigkeit haben können. Jenseits dieser Grenze hat die weiter schreitende Forschung, wenn sie nicht bodenloser Speculation verfallen will, die Vergleichung zur Führerin zu nehmen. Die Vergleichung verweist uns auf einen noch tiefer stehenden Organisationszustand, jenen von *Amphioxus*. Bevor wir diesem uns zuwenden, bleiben uns am Craniotenkopfe jene beiderlei Bestandtheile zu betrachten, die wir nach Art ihres Ursprungs gleichfalls als palingenetische und cänogenetische bezeichnen können.

»Ordnen wir uns nun hiernach die Verhältnisse des Selachierkopfes, so ergeben sich an demselben die palingenetischen Elemente als primäre und die cänogenetischen als secundäre Bestandtheile zu unterscheiden. Den ersteren gehört die Kopfdarmhöhle mit allen Kiemenbogen zu, eben so die sechs ersten Kopfsomite und alle Hirnnerven mit Ausschluss der unteren Vaguswurzeln. Diese fallen mit den drei letzten Kopfsomiten dem secundären Bestandtheile zu. Was ich primär nannte, repräsentirt aber gewiss nicht einen völlig ursprünglichen Zustand. Wir haben ja drei Kopfsomite dabei, die rudimentäre Organe vorstellen. Auch die Kopfdarmhöhle ist sicher nicht mehr in primitivem Umfange vorhanden, denn die Kiemenzahl ist in Vergleichung mit den Notidaniden beschränkt. Es ist also schon an diesem relativ primären Theile des Kopfes die Reduction maßgebend geworden. Da aber aus diesem Abschnitte alle Bestandtheile von primitiveren sich ableiten, ist er trotz der Reduction der palingenetische Abschnitt.

»Wie ist nun der secundäre Bestandtheil des Kopfes letzterem hinzugekommen? Diese Frage ist nicht durch directe Beobachtung,



Digitized by Google

sondern nur durch Vergleichung zu beantworten [?]. Wenn wir drei Kopfsomite (4—6) ohne die Bedeutung der anderen sehen, als rudimentäre Gebilde, so ist die Annahme gerechtfertigt [??], dass die Stelle, welche die auf jene folgenden letzten oder die secundären Kopfsomite (7—9) einnehmen, möglicher Weise [!] durch primäre Kopfsomite eingenommen war, welche noch weiter der Rückbildung verfielen. Wir hätten dann in den primären Kopfsomiten eine Abstufung des functionellen Werthes: die drei ersten lassen Muskeln hervorgehen; das erste eine größere Zahl, das zweite und dritte je nur einen, die drei nächsten (4—6) gar keinen mehr, und die hypothetisch daran schließenden gelangen nicht einmal mehr zur Anlage. Wie viel das waren (2 oder 3 oder noch mehr) mag für jetzt dahingestellt bleiben. Wir haben aber mit dieser begründeten Annahme einer gänzlichen Verkümmerung von Kopfsomiten die Möglichkeit gewonnen, das Vorrücken von Rumpfsomiten zu begreifen, welches ohne jene Voraussetzung unverständlich ist. Auf jene Dislocation von drei Rumpfsomiten stützt sich also die Annahme einer gänzlichen Rückbildung einer Anzahl ursprünglicher Kopfsomite.

»— — Wie in der Dorsalregion nicht alle vorauszusetzenden Somite sich ausbilden, oder nur zur Anlage gelangen, so ist auch die ventrale Region als reducirt zu betrachten. Dass eine viel größere Anzahl von Kiemenbogen, als sie selbst die Notidaniden noch aufweisen, vorausgegangen sein wird, habe ich schon früher mit Gründen belegt. Sie sind nicht widerlegt worden. Ich beschränke mich, hier darauf zu verweisen. Das eifrige Suchen nach Rudimenten von Kiemenanlagen, wie wenig es auch von Erfolg begleitet war, bezeugt die Verbreitung der Vorstellung einer eingetretenen Minderung der Kiemenzahl. Ob vorn im Bereiche der Labialknorpel Kiemen zu Grunde gegangen sind, ist zweifelhaft. — — Dagegen ist für das hintere Kiemengebiet die stattgehabte Reduction heute noch erweislich und es ist hier nur die Anzahl der verschwundenen Kiemen nicht sicher bestimmbar.

»Die im ventralen wie im dorsalen Gebiet der Anlage des Selachierkopfes erkennbaren Veränderungen gegen einen noch früher nicht unmittelbar nachweisbaren, sondern nur zu erschließenden Zustand geben zur Genüge zu erkennen, welch große Vorsicht die Beurtheilung jenes Befundes erheischt. Die Ontogenie zeigt eben auch hier nur ein Stück des phylogenetischen Weges, die letzte Etappe desselben, und es ist ein großer Irrthum, dieses Stück für den ganzen Weg zu halten [?]. Es ist seltsam, dass man bei dem

Digitized by Google

gewiss richtigen Gefühle von der Unvollständigkeit der in den Kiemenanlagen bestehenden Urkunde, die dorsale Metamerie für etwas Completes und in seiner Ursprünglichkeit Unversehrtes gehalten hat, anstatt auch hier wenigstens den Zweifel walten zu lassen.«

Ich habe diese GEGENBAUR'schen Darlegungen in extenso reproducirt, weil sie die Achillesferse seiner gesammten, das Kopfproblem betreffenden Doctrinen enthalten und zugleich eine Unguis leonis bilden für die ganze Art und Weise, in welcher er sowohl eigene Argumente aufstellt und benutzt, als auch mit den entgegenstehenden Argumentationen Anderer verfährt.

GEGENBAUR gelangt zu einer Unterscheidung eines primären resp. palingenetischen Abschnittes des Kopfes im Gegensatz zu einem secundären resp. cänogenetischen auf welchem Wege? Wie er selbst sagt, »nicht durch die directe Beobachtung, sondern nur durch Vergleichung«. Natürlich — durch directe Beobachtung lässt sich ein phylogenetischer Vorgang, zumal einer von einer solchen zeitlichen Ausdehnung, wie der hier in Betracht kommende, allüberall nicht feststellen. Dies kann GEGENBAUR also wohl kaum unter dem Ausdruck »directe Beobachtung« verstanden haben. Wenn er also der »directen Beobachtung« die »Vergleichung« entgegensetzt, so wird damit wohl ausgedrückt sein sollen, dass directe Beobachtung ontogenetischer Processe sich als incompetent erwiese, diese Frage zu beantworten. Worauf aber beruhen die aus der »Vergleichung« stammenden Argumente? Wir lesen es gleich darauf. »Weil wir drei Somite als rudimentäre Gebilde dreien anderen nicht rudimentären folgen sehen, so ist die Annahme gerechtfertigt, dass die Stelle, welche die auf jene folgenden letzten oder die secundären (7—9) Kopfsomite einnehmen, möglicher Weise durch primäre Kopfsomite eingenommen war, welche noch weiter der Rückbildung verfielen«. Also die »Annahme« eines »möglicher Weise« stattgehabten Vorganges ist Alles, worauf sich die Scheidung eines palingenetischen Abschnittes des Kopfes von einem cänogenetischen gründet. Wahrlich, eine recht zweifelhafte Grundlage, für die in der That eine Bestätigung durch directe Beobachtung ontogenetischer Processe nicht beizubringen ist! Wie aber, wenn vielleicht gar die directe Beobachtung ontogenetischer Thatsachen jener »Annahme der Möglichkeit« einer gänzlichen Verkümmerung von Kopfsomiten unübersteigliche Hindernisse bereitete — was würde dann aus der Scheidung palingenetischer und cänogenetischer Kopf-

Digitized by Google

abschnitte? Denn »auf jene Dislocation von drei Rumpfsomiten stützt sich die Annahme einer gänzlichen Rückbildung einer Anzahl ursprünglicher Kopfsomite«. Woher weiß aber GEGENBAUR, dass drei Rumpfsomite dislocirt sind? Die directe Beobachtung wird auch dabei wohl im Stiche gelassen haben; die »Vergleichung« als die höhere Instanz muss wohl die ganze Verantwortlichkeit übernommen haben. In der That findet sich nur der Hinweis auf die größere Kiemenzahl der Notidaniden und schließlich — auf den Kiemenkorb des *Amphioxus* als Grund für die Annahme! Freilich wird die »directe« Ableitung der Cranioten vom *Amphioxus* als »zu bedenklich« beanstandet: »die hypothetischen Stammformen beider werden aber *Amphioxus*-ähnlich gewesen sein und wie dieser viele Kiemenspalten besessen haben« (l. c. pag. 95 Anm.). Abgesehen von der Unbestimmtheit des Ausdruckes »ähnlich« könnte sogar ich mit dieser Fassung des Satzes mich einverstanden erklären — immerhin aber würde die Ähnlichkeit der von mir reconstruirten hypothetischen Stammform mit der aus GEGENBAUR's Werkstätte hervorgehenden wohl zu wünschen übrig lassen.

Aber durch die Notidaniden wird die stattgehabte Reduction des primären Kopftheils »erwiesen«, da die übrigen Selachier zwei Kiemensäcke weniger haben. Damit ist »also schon an diesem relativ primären Theile des Kopfes die Reduction maßgebend geworden« (pag. 94). Was ist nun aber hier unter »Reduction« zu verstehen? Es ist schwer, das aus dem GEGENBAUR'schen Aufsatze mit Bestimmtheit herauszulesen. Sind nur die Durchbruchsöffnungen der Kiemen, also die eigentlichen Kiemenspalten, nicht zu Stande gekommen? Oder sind die Kiemensäcke nicht ausgestülpt worden? Im ersteren Falle wäre das Ectoderm betheiligt, im letzteren nur das Entoderm. Ist der Cölomabschnitt, welcher zwischen den fünften und sechsten eben so wie zwischen dem sechsten und siebenten Kiemensack bei *Heptanchus* die Muskulatur bildet, bei den pentabranchen Selachiern nicht vorhanden? Was findet sich denn aber an dieser Grenze zwischen Kopf- und Rumpfbezirk? Welches ist der hinterste Bestandtheil der Muskulatur der Kiemenregion bei den pentabranchen Selachiern, und wie beschaffen ist derselbe Bestandtheil bei *Hexanchus* und bei *Heptanchus*? Findet sich irgend eine Besonderheit bei diesem Muskulaturabschnitt der ersteren oder der letzteren? Wenn ja, so gäbe es doch einen Fingerzeig für die Art und den Ort der Reduction, die hier stattgefunden haben soll. Denn wenn, wie auch GEGENBAUR mit besonderem Nachdruck

Digitized by Google

gegen AHLBORN betont, ursprünglich eine einheitliche Metamerie auch für die dorsalen und ventralen Theile des Mesoderms bestand (vgl. l. c. pag. 29 ff.), so muss diesem hintersten Bestandtheil der Kiemenmuskulatur doch auch ein dorsaler Abschnitt der Somite, also Myotome, entsprochen haben, und dann muss wenigstens in den ersten Stadien der Embryonalentwicklung eine Spur dieser dorsalen Abschnitte vorhanden sein, die der betreffenden ventralen Partie gehörten. Schließlich, wenn, wie GEGENBAUR auf das nachdrücklichste betont (pag. 92 ff.), auch die Nerven in Betracht zu ziehen sind, so muss es doch auch gelingen, an ihnen die vorgekommene Reduction in so bestimmter Weise darzulegen, dass man eine Vorstellung davon gewinnt, ob die bei *Heptanchus* vorhandenen Vagusäste der beiden hinteren Kiemenbogen bei den pentabranchen Selachiern nun mit Stumpf und Stiel ausgerottet worden sind. GEGENBAUR sagt, durch »directe Beobachtung« sei hier nichts zu machen, und auf pag. 93 hieß es ja, wie wir schon oben lasen: »Nachdem in der Kopfanlage der Selachier sowohl palingenetische als cänogenetische Befunde sich ergaben, erstere mehr in dem vorderen, letztere mehr im hinteren Abschnitte derselben, wird die ontogenetische Forschung auf das richtige Maß ihres Werthes gesetzt. Es ergiebt sich von selbst die Grenze, bis zu welcher ihre Zeugnisse Geltung haben können. Jenseits dieser Grenze hat die weiter schreitende Forschung, wenn sie nicht bodenloser Speculation verfallen will, die Vergleichung als Führerin zu nehmen.« Die »sich von selbst ergebende Grenze«, bis zu welcher die Zeugnisse der ontogenetischen Forschung Geltung haben können, ist ein recht überraschender Gedanke, und ich muss offen gestehen, dass es mir nicht gelungen ist, ihn mir ganz klar zu machen. Bisher hatte ich geglaubt, dass die »sich von selbst ergebende Grenze« der ontogenetischen Forschung ausschließlich in technischen Schwierigkeiten gefunden würde, die theils durch die Seltenheit des Materials (wie z. B. bezüglich der Embryologie der Notidaniden) theils durch Unvollkommenheit der Conservirung oder schließlich durch die in der Natur des Mikroskops gelegene Grenze der Sichtbarmachung kleinster Theile verursacht würde. Warum eine andere, und noch dazu eine sich von selbst ergebende Grenze angenommen werden müsse, will mir eben so wenig einleuchten, wie dass die »Vergleichung« in dieser Beziehung besser dran sein sollte, als die Ontogenie? Hat die »Vergleichung« — natürlich doch die »Vergleichende Anatomie«, denn, wie ich das schon früher nachdrücklich betonte, auch die Ontogenie »vergleicht«, wie das denn auch

Digitized by Google

besonders der vorliegende Aufsatz erweist — nicht ähnliche »Grenzen« vor Allem in der Mangelhaftigkeit des Materials? Muss sie nicht auf Schritt und Tritt diese Lücken des Materials, wie auch der vorliegende Fall zeigt, durch »Annahmen« ausfüllen, weil ihr die »Thatsachen« fehlen? Und ist denn die Speculation der vergleichenden Anatomie in diesem Sinne weniger »bodenlos« als die der Ontogenie?

Wir haben nun in den voraufgehenden Abschnitten dieser Arbeit gesehen, dass die Ontogenie durchaus in der Lage war, die eben ausgesprochenen Fragen zu beantworten, und dass sie über den Verbleib der hintersten beiden Paare von Kiemenspalten oder von Kiemensäcken der pentabranchen Selachier, ebenso über die ventralen Theile der zugehörigen Somite und über die sie innervirenden Nerven, kurz über diese ganze Region hinreichend klare Auskunft zu geben im Stande war.

Wir wissen, dass eine sechste Kiemenspalte auch bei den pentabranchen Selachiern angelegt wird, aber nicht mehr durchbricht, während eine siebente nur noch als eine Verdickung des Entoderms auftritt, welche kaum mehr als »Ausstülpung« des Entoderms gelten darf. Beide Entodermbildungen dieser Region sind also vorhanden und können als wegweisend angesehen werden für die Feststellung der zugehörigen mesodermalen Abschnitte. Was ist aus letzteren geworden? Am wichtigsten ist dabei derjenige Cölomabschnitt, welcher bei Notidaniden hinter der letzten Kieme sich findet. Denn wenn dieser Cölomabschnitt und die aus ihm entstehende Muskulatur sich tale quale bei den pentabranchen Selachiern wieder findet, mit den ihr eigenen, von den Muskelbildungen der vorhergehenden Visceralbogen so gründlich verschiedenen Gestaltungen, so sollte man glauben, dadurch wäre so gut wie positiv erwiesen, dass die »Reduction« der Seitenplatten an dieser Bildung ihre Grenze gefunden und nur »innerhalb der Reihe« stattgefunden haben kann, nicht aber an ihrem äußersten Ende.

Nun ist in der That an dieser hintersten Grenze des branchialen Bezirks — also damit nach GEGENBAUR'scher Annahme auch des gesammten Kopfbezirks — ein Muskel vorhanden, der ein von seinen »homodynamen«, vor ihm liegenden Genossen sehr abweichendes Verhalten bekundet. Es ist der, auch noch in anderer Richtung bemerkenswerthe M. trapezius. Die Abweichungen dieses Muskels in der Disposition seiner Fasern, seiner ganzen Ausbreitung und Insertionen von denen seiner homodynamen Genossen sind so groß, dass man ihn füglich nicht mit irgend einem derselben

Digitized by Google

verwechseln kann. Wenn man aber doch den Versuch machen wollte, die Eigenthümlichkeiten der Ausbreitung und Faserrichtung des Trapezius ohne Weiteres durch Substitution einem Cölomabschnitt der vor ihm liegenden Visceralbogen (also dem sechsten bei *Hexanchus* und sogar dem fünften bei den pentabranchen Selachiern) zu vindiciren, so bleibt dem gegenüber der Appell an die Ontogenie übrig, welche eben doch nicht ganz so enge Grenzen hat, wie GEGENBAUR und FÜRBRINGER ihr gern anweisen, und welche den Nachweis liefert, dass auch bei den pentabranchen Selachiern der Trapezius genau an derselben Stelle entsteht, wo er bei *Heptanchus* gefunden wird, dass somit der Mangel resp. die Reduction der Seitenplatten nicht hinter, sondern vor ihm geschehen ist, pari passu mit dem nicht mehr geschehenden Durchbruch des sechsten und siebenten Kiemenspaltenpaares. Bei den meisten pentabranchen Selachiern, deren Ontogenie ich bearbeitet habe, wird der sechste Kiemensack deutlich angelegt, erreicht aber nicht mehr das Ectoderm und kann in Folge dessen keinen Abschnitt der Seitenplatten mehr von dem mit dem Pericard in Zusammenhang bleibenden hinteren Theil derselben abschnüren: letzterer bleibt eine zusammenhängende Masse. Und bei Embryonen von *Scyllium catulus* habe ich auch noch den Anfang der Ausstülpung des siebenten Kiemensackes beobachten können — man hat also wohl Recht, anzunehmen, dass die für beide bestimmten Seitenplattenabschnitte, eben so wie die zugehörigen Placodenbildungen des Ectoderms, nicht mehr speciell gesondert werden und mit den abschließenden Bildungen des ganzen Kiemenkorbes verschmolzen bleiben. Diese abschließende Bildung aber ist der M. trapezius, welcher auch durch seine Innervation erweist, dass er den hintersten Theil der Seitenplatten bildet, in so fern er auch die hintersten Seitenhornfasern empfängt. Es ist charakteristisch genug, dass derjenige Theil des Trapezius, welcher als sog. vorderstes Bündel sich an den letzten knorpeligen Kiemenbogen befestigt, auch bei *Heptanchus* von dem letzten eigentlichen Vagusast innervirt wird, während der Haupttheil des Trapezius, der sich an der großen dorsalen Fascie und an den Septis der dorsalen Längsmuskulatur einerseits und an dem Scapulartheil des Schultergürtels andererseits inserirt, von dem eigentlichen N. accessorius versorgt wird[1].

[1] Die Entwicklungsgeschichte des Trapezius ist mir zwar durchaus bekannt: ich habe sie an Haien und Rochen, auch an *Heptanchus* bearbeitet. Wenn

Digitized by Google

Und wenn sich dann weiter feststellen lässt, dass der oder die Somite, aus deren ventralen Abschnitten bei *Heptanchus* und bei pentabranchen Haien, wie z. B. *Mustelus*, der Trapezius entsteht, identisch sind, dass also auch die dorsalen Theile und somit die Myotome einander entsprechen, so folgt daraus auf bündige Weise, dass von einem Vorrücken von Rumpfsomiten in den Kopfbereich im Sinne der GEGENBAUR'schen Anschauungen keine Rede sein kann. Derjenige Process, der wirklich stattfindet und den man auch, entgegen der GEGENBAUR'schen Behauptung, sehr wohl »direct beobachten« kann, ist eine ungleiche Bewegung der dorsalen und ventralen Abschnitte der Occipitalsomite während der Entwicklung: letztere bewegen sich caudalwärts in Folge des wachsenden Umfanges des Kiemenapparates, erstere bewegen sich nur ganz wenig caudalwärts und bleiben dann entweder stehen oder concentriren sich, wenn auch in viel geringerem Maße, in der Gegend hinter dem Labyrinth. Diese Processe finden während des embryonalen Lebens statt und haben mancherlei Gestalt: einestheils unvollkommene Theilung der ursprünglich zur Anlage bestimmten Somite — wir sahen sie in den frühesten Embryonal-

---

ich sie aber an dieser Stelle nicht mittheile, mich vielmehr auf die obigen kurzen Angaben beschränke, so liegt das an dem Umstande, dass zusammen mit der Bildungsgeschichte des Trapezius und seiner Nerven auch die hauptsächlichsten Elemente der Entwicklung des Pericards und des ganzen Herzens dargestellt werden müssten, dass vor dieser Darstellung aber die Verhältnisse des Vorderkopfes und vor Allem die Mundbildung ins Klare zu bringen sind, ohne welche eine gründliche Einsicht in diese höchst verwickelten phylogenetischen Processe unmöglich ist.

Wenn FÜRBRINGER die mehr als sonderbare Vermuthung äußert, die Gegner der Archipterygiumtheorie hätten entweder »Unkenntnis der elementarsten anatomischen Verhältnisse« bewiesen oder gar »geflissentliches Todtschweigen des für sie unbequemen Muskels« beobachtet, weil Niemand bisher die Ontogenie des Trapezius aufgeklärt habe, so kann ich ihm die Versicherung geben, dass, so weit diese liebenswürdige Alternative auch auf mich Anwendung finden soll, sie gründlich vorbeischießt: mir ist der Trapezius schon so lange bekannt, wie die VETTER'sche Untersuchung über die Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische, und todtgeschwiegen habe ich seine Entwicklungsgeschichte am allerwenigsten aus den von FÜRBRINGER gemuthmaßten Gründen, weil ich diese Gründe für eben so unrichtig und phylogenetisch werthlos halte, wie die ganze Archipterygiumtheorie. Die Gründe für diese meine von der FÜRBRINGER'schen abweichende Auffassung werde ich allerdings auch erst geben, wenn ich die ganze Entwicklungsgeschichte des Trapezius darstelle — und das hat noch Zeit.

Digitized by Google

stadien Platz greifen — oder Verschmelzung bereits in Theilung begriffener, aber in diesem Process stehen gebliebener Metameren — was wir gleichfalls in etwas weiter entwickelten, aber immer noch sehr frühen Stadien nachweisen konnten — oder schließlich Auflösung eines zur Anlage durchgedrungenen Somits durch allmähliche Rückbildung oder mesenchymatöse Umgestaltung seiner Theile, durch welche, wenigstens für unsere gegenwärtige Kenntnis und Erkenntnis, die individuelle Existenz der betreffenden Somite aufgehoben wird. Auch diesen Process kann man schon in den verschiedensten Abstufungen von den ersten Stadien an beobachten: am Vorderkopf und in der Gegend der Ohrblase findet die mesenchymatöse Auflösung der dorsalen Somittheile zuerst statt und greift sowohl nach vorn — in einer später darzustellenden Weise — als besonders caudalwärts um sich, wo sie in verschiedener Abstufung bis zur völligen Auflösung der Occipitalsomite gelangt, was je nach der Gruppe oder auch der Species, ja mitunter wohl auch nach den Individuen der einzelnen Arten der Selachier verschieden ausfällt.

Dass diese unvollkommenen Theilungen oder Verschmelzungen, ja vielleicht auch mesenchymatösen Auflösungen auch an den ventralen Theilen der Somite, also im Bereich der Seitenplatten, mit anderen Worten, der Visceralbogen, stattfinden, und dass die Verschmelzung oder unvollkommene Theilung der dorsalen und ventralen Bildungen völlig unabhängig von einander geschehen kann, darf um so weniger bezweifelt werden, als bei *Torpedo*-Embryonen trotz ihrer größeren Zahl von Myotomen die geringere Zahl von Visceralbogen existirt, während *Heptanchus* weniger Myotome als *Torpedo* und doch mehr Visceralbogen aufweist. Bei den pentabranchen Selachiern gehen also die hinteren Visceralbogen, resp. die für sie bestimmten Seitenplattenabschnitte im M. trapezius auf oder aber sie werden überhaupt nicht als gesondertes Zellmaterial mehr unterschieden.

Will Gegenbaur dieses auf Rückbildung oder Verschmelzung dorsaler und ventraler Somittheile beruhende Eingehen »gänzliche Verkümmerung« nennen, so mag er es; wir hätten dann nur einen Streit um Worte geführt, nicht um das Stattfinden oder Nicht-Stattfinden mehr oder weniger beobachtbarer Processe des ontogenetischen Geschehens. Wenn er aber — wie oben citirt ward — von »hypothetischen Kopfsomiten, die gar nicht mehr zur Anlage gelangen« spricht, so liegt die Sache anders.

Diese Anschauung Gegenbaur's, dass im Kopf der Cranioten — also hier der Selachier — Metameren wirklich bis auf jede Spur

Digitized by Google

verschwunden seien, gründet sich auf den Vergleich mit *Amphioxus*. Er spricht das mehrfach, am ausführlichsten pag. 98 aus. Es heißt dort:

»Die Vergleichung mit *Amphioxus* liefert für diesen Ideengang die thatsächlichen Grundlagen. Sie begründet die Annahme eines dem Kopfe der Cranioten zu Grunde liegenden älteren Zustandes, der also dadurch kein rein hypothetischer ist [?]. Wenn *Amphioxus* auch nicht als eine direkt zu den Cranioten überleitende Stammform der Vertebraten gelten kann, so giebt seine Organisation doch gerade bezüglich der Cephalogenese wichtige Aufschlüsse. Denn hier liegt der niederste Zustand der Differenzirung des Kopfes vor. Als letzteren betrachte ich den gesammten vorderen Abschnitt des Körpers, welcher die Kopfdarmhöhle mit den Kiemen enthält. — — Bei *Amphioxus* erstreckt sich die Metamerie der Urwirbel oder Somite gleichmäßig über den ganzen Körper. Bei den Cranioten ist diese Gleichmäßigkeit nicht vorhanden, am Kopfe sind Defecte und Umlagerungen aufgetreten, die wohl mit eben der Sonderung des Kopfes aus einem *Amphioxus*-ähnlichen, nicht aber gleichen Zustande in Connex stehen. Dass solche Somite am Kopfe vorkommen, begründet auch die Annahme eines ähnlichen Verhaltens derselben wie bei *Amphioxus*. Indem man die Befunde bei letzterem mit jenen der Selachierontogenie in Zusammenhang bringt, ist auch für die Cranioten ein Ausgangspunkt mit vielen Kiemen, also eine ausgedehntere Kopfdarmhöhle vorauszusetzen, und über den Kiemen eine größere Zahl von Kopfsomiten. Die Frage, ob letztere den Kiemen entsprechen, bringen wir hier nicht zur Besprechung, da bei *Amphioxus* gerade in dieser Hinsicht ganz andere Verhältnisse als bei den Cranioten obwalten. Ein ähnlich wie bei *Amphioxus* bestehender Indifferenzzustand des Kopfes wird durch dreierlei, wohl causal unter einander zusammenhängende Vorgänge mit der Kopfanlage zu verknüpfen sein. Diese Vorgänge sind wirkliche, nicht hypothetische Fictionen, jeder einzelne derselben ist ontogenetisch realisirt. Den einen sehe ich in der bedeutenden Entfaltung der Sinneswerkzeuge am Kopfe, deren Auftreten das centrale Nervensystem beherrschen und in ihm jene Veränderungen hervorbringen wird, wie sie in der Sonderung des Gehirns und wiederum in einer Gliederung und Volumentfaltung des Gehirns sich zeigen. Aus dieser Umwandlung entsteht wohl der größte Theil der Eigenthümlichkeiten des Kopfes, zu denen noch andere kommen mögen. Die am Gehirn ein bedeutenderes Volum ausprägenden Vorgänge können

Digitized by Google

die dorsale Kopfregion nicht mehr so beweglich sein lassen wie vorher. Die im früheren Zustande aus den Kopfsomiten entstandene Muskulatur hat daher keine Bedeutung für die Bewegung dieses Körpertheiles. Sie erhält sich nur so weit, als sie neuen Einrichtungen, dem Auge, sich angepasst hat. Drei Kopfsomite liefern Augenmuskeln, einige folgende Somite werden zwar noch angelegt, lassen aber keine Muskeln mehr hervorgehen. Alle übrigen, die einmal vorhanden gewesen sein mögen, gelangen nicht mehr zur Anlage.«

Wie bei den meisten GEGENBAUR'schen Darlegungen speculativer Natur ist es auch bei der vorstehenden, gerade desshalb von mir in extenso abgedruckten, nichts weniger als leicht, die ihnen zu Grunde liegenden Vorstellungen klar zu erkennen. Theils ist die Ausdrucksweise zu unbestimmt und dehnbar, theils scheint auch die gesammte Vorstellung keineswegs bestimmt und fest begrenzt zu sein. Es ließe sich das ja auch als in der Natur der Sache begründet verstehen, weil eben die Rückführung der Cranioten auf *Amphioxus* eine äußerst schwierige und problematische ist, welche mit so vielen Wenns und Abers umgeben bleibt, dass schon darum der Zweifel an der Berechtigung einer Rückführung in dieser Form durchaus begründet erscheint. Indessen will ich meinen alten Unglauben an die Verwendbarkeit des *Amphioxus* für eine fortschreitende Erkenntnis der Wirbelthiermorphologie an dieser Stelle nicht von Neuem ausführlich begründen: der richtige Zeitpunkt und die richtige Situation für eine solche Discussion kann erst nach anderen Darlegungen thatsächlicher Art, zumal über die ontogenetischen Befunde der Vorderkopfentwicklung eintreten.

Hier lag mir daran, festzustellen, wie sich GEGENBAUR die Vorgänge vorstellt, welche ihn veranlasst haben, von »Rückbildung und Schwinden hinterer Kopfsomite« zu sprechen. Sie legen sich, seiner Anschauung zufolge, nicht einmal im frühesten Embryonalstadium mehr an, sind überhaupt nicht mehr an irgend einem Craniotenembryo materiell vorhanden, so dass man vielleicht nicht einmal fehl geht, wenn man annimmt, dass ohne den Vergleich mit der *Amphioxus*-Gestalt wohl auch GEGENBAUR keinen Anlass gefunden haben würde, von einem solchen »Schwinden« überhaupt zu sprechen. Es heißt aber noch weiter auf pag. 99:

»Gleichzeitig tritt eine Ausbildung der vorderen Kiemen und deren Bogen und damit Hand in Hand eine Rückbildung und ein Schwinden der hinteren auf. Die Stelle eines Theils der an

Digitized by Google

seinem hinteren Abschnitte rückgebildeten Somite nehmen solche ein, die vom Rumpfe her vorwärts gerückt sind.«

Hier treten neue Schwierigkeiten der Interpretation ein. GEGENBAUR sagt: es seien die bei *Amphioxus* vorhandenen zahlreichen hinteren Kopfsomite geschwunden und gelangten bei den Cranioten nicht einmal mehr zur Anlage. Man müsse aber doch bei den Cranioten einen Ausgangspunkt mit vielen Kiemen, also eine ausgedehntere Kopfdarmhöhle voraussetzen und über den Kiemen eine größere Zahl von Kopfsomiten. »Gleichzeitig aber tritt eine Ausbildung der vorderen Kiemen und ihrer Bogen und damit Hand in Hand eine Rückbildung und ein Schwinden der hinteren (scilicet Kiemen und deren Bogen) auf.« Man fragt: schwanden diese Kiemen und hinteren Bogen zugleich mit den hinteren Kopfsomiten? oder schwanden die Kiemen allein und blieben die Somite bestehen? oder umgedreht schwanden die Somite und blieben die Kiemen bestehen? Sind aber Somite und Kiemen am hinteren Theile des Kopfabschnittes ausgefallen, so werden die vordersten Rumpfsomite eo ipso die Nachbarn der übrig gebliebenen Kopfsomite und der unter ihnen liegenden Kiemen. Wie können sie denn aber »an die Stelle eines Theiles derselben« vorrücken?

Zu klarer Erkenntnis dessen, was GEGENBAUR sich vorstellt, gelangt man nicht. Es kommt ihm aber offenbar darauf an, ein sich Übereinanderschieben dorsaler und ventraler Theile an den vorausgesetzten Grenzbezirken von Kopf und Rumpf als phylogenetisches Ereignis zu erweisen oder begreiflich zu machen und das »Vorrücken von Rumpfsomiten in den Kopfabschnitt« als eine fundamentale Thatsache hinzustellen.

Das ergiebt sich aus den weiter folgenden Betrachtungen über das gegenseitige Verhalten der dorsalen und der ventralen Metamerie in Vergleichung mit *Amphioxus*. Die »Anlagen« der Kiemenspalten erscheinen GEGENBAUR bei *Amphioxus* und den Cranioten »gleichartig« (pag. 100). »Die Übereinstimmung der ersten Anlage scheint aber später in Divergenz überzugehen.« Die Kiemenspalten bei *Amphioxus* »gestalten sich« nämlich reicher als die durch die Somite des Kopfes ausgesprochene Metamerie, wodurch »die Beziehung der höheren Zustände auf diesen Theil der Organisation von *Amphioxus* bedenklich« wird. »Eben so bedenklich wäre die Folgerung: weil bei *Amphioxus* eine selbständige »Branchiomerie« sich entfaltet, muss sie auch den Cranioten zukommen. Das könnte vielleicht als wahrscheinlich gelten, wenn die betreffenden Ver-

Digitized by Google

hältnisse der Cranioten dunkel wären, was sie nun nicht mehr sind« [?!]. GEGENBAUR fährt nun fort, gestützt auf die damals vorliegenden Ergebnisse der Ontogenie, den Zusammenhang der dorsalen und ventralen »Bestandtheile« des zweiten Somits mit dem ersten Kiemenbogen als gesichert darzustellen, »da die betreffende Kopfhöhle in die Höhle des Kieferbogens sich fortsetzt« (pag. 101). Vom zweiten Metamer (drittes Somit und Hyoidbogen) werde es zwar angegeben, sei aber weniger gesichert [?]. »Das vierte Somit hat jedenfalls seine Bedeutung eingebüßt, denn es entwickelt sich keine Muskulatur aus ihm. Wenn es Beziehungen zum zweiten Kiemenbogen gewonnen [!] hat, so ist darin um so eher ein secundärer [?] Zustand zu sehen, als von da an den ursprünglichen Kopfsomiten nicht mehr der Werth der ersten zukommt [?]. — — Indem ich die Beziehung vorderer Somite zu Kiemenbogen, dorsaler Theile zu ventralen hervorhob, habe ich darin ein primitiveres Verhalten erkannt, als an der folgenden Kopfregion, die ich als mittlere bezeichnen will. An dieser fehlt die Verbindung der Kiemenbogenhöhlen mit den Kopfhöhlen [?], was ich von der Reduktion der Kopfsomite ableiten möchte, und an der hinteren Kopfregion kann sie gar nicht mehr erwartet werden, da deren drei Somite wahrscheinlich sämmtlich nicht dem Kopfe angehören.«

Diese Äußerungen beweisen also ziemlich bestimmt, dass GEGENBAUR keine ursprüngliche metamere Zusammengehörigkeit der Occipitalsomite mit den darunterliegenden »Bestandtheilen« der hinteren Visceralbögen annimmt, ja sogar sie für undenkbar hält, weil die betreffenden Occipitalsomite »wahrscheinlich« nicht dem Kopfe angehören, zu dem doch die Visceralbögen mit Einschluss des hintersten, aus dem auch bei *Heptanchus* der Trapezius gebildet wird, gerechnet werden.

Um aber diese Auffassung primärer Zusammengehörigkeit dorsaler und ventraler »Bestandtheile« der Metameren, die nur durch secundäre Einflüsse (Zugrundegehen hinterer Kopfsomite und Vorrücken von Rumpfsomiten an ihre Stelle) gestört sei, gegen AHLBORN (gegen dessen Leugnen der Congruenz dorsaler Metamerie mit der Branchiomerie implicite diese ganze Argumentation gerichtet ist) aufrecht zu erhalten, bezieht sich GEGENBAUR noch auf die ultima ratio der vergleichenden Anatomie, die Nerven. Es wird aus dem Trigeminus, Trochlearis etc. für das erste Metamer, aus dem Abducens und Acustico-Facialis eine Innervation der zugehörigen dorsalen und ventralen Abschnitte des zweiten in der mehr oder weniger

Digitized by Google

herkömmlichen Weise construirt, dem dritten Metamer aber, wegen gänzlichen Zugrundegehens seines Somits, nur der Glossopharyngeus zuerkannt, wobei es zweifelhaft bleibt, ob dieser Kiemenbogen überhaupt mit dem fünften Somit irgend einen genetischen Zusammenhang habe.

Dieser Zweifel wird noch stärker bei dem folgenden vierten Metamer, dem das sechste Somit entsprechen müsste, das aber »ohne Muskelderivat«, also rudimentär bleibt. »Für die letzten Metameren bestehen dorsale Defecte, so dass sie nur durch die ventralen Theile oder die Kiemenbogen dargestellt sind.« Für sie alle besteht der Vagus. »Die Ontogenie hat für die metamere Bedeutung des Vagus nichts Großes erwiesen. Es liegen also hier die Dinge, wie sie die Anatomie zeigt. Daher gelten auch alle jene Gründe noch vollständig, die ich für die Polymerie des Vagus angegeben hatte. — — Mit dem Vagus schließen die primitiven Kopfnerven ab. Sie besitzen, so weit sie metamerer Bedeutung sind, in der Genese etwas Gemeinsames, dass ihre Wurzeln oberhalb der Somite verlaufen, sich mit ihren Ganglien vom Ectoderm sondern, während die hinteren Wurzeln der spinalen Nerven unterhalb der Somite verlaufen. Aus dieser Verschiedenheit entspringt ein triftiger Grund gegen die Vorstellung, dass der Kopf successive aus dem Rumpfe hervorgegangen sei, die Kopfnerven aus Spinalnerven entstanden wären. Ich halte jene ontogenetische Thatsache daher von großer Bedeutung.« [Also doch!] »Sie misst auch beiderlei Nerven einen verschiedenen Werth zu, welchem gemäß ich meine Auffassung der Kopfnerven modificire. — — Meiner früheren Darstellung gegenüber habe ich also die Annahme einer völligen Homodynamie der Kopfnerven mit Spinalnerven verlassen. — — Für die Nerven der Vagusgruppe hat sich bezüglich unserer Fragen nichts Wesentliches geändert, mit Ausnahme der unteren Vaguswurzeln, welche wahrscheinlich sämmtlich nicht ursprüngliche Kopfnerven, sondern untere Wurzeln von Spinalnerven sind, die dem Kopfe sich anschlossen. Dass im Ramus lateralis Rami dorsales desselben erkannt sind, hat für die Kopfmetamerie keine Bedeutung.«

Ich habe in den ausführlichen und zum größten Theile wörtlichen Citaten aus Gegenbaur's den Forschungen der letzten 10—12 Jahre häufig als Leitfaden dienenden Auseinandersetzungen die hauptsächlichsten Argumente zusammengetragen, welche die Doctrin von dem »Hineinrücken von Rumpfsomiten in den Kopfbezirk« begründen, und werde schwerlich Widerspruch zu erfahren haben, wenn ich

Digitized by Google

diese Argumente dahin zusammenfasse: der Vergleich mit dem als Kopfbezirk aufgefassten Körperabschnitt des *Amphioxus* begründet die **Annahme** von der **möglicher Weise** erfolgten Rückbildung einer Anzahl ursprünglicher Kopfsomite und die **Möglichkeit** eines Vorrückens von Rumpfsomiten an ihre Stelle (l. c. pag. 94). Will man noch eine weitere Instanz als bestimmend für die Doctrin ansehen, so ist sie in dem Schwinden der hinteren Kiementaschen der Notidaniden zu suchen, das bei den übrigen Selachiern geschieht — was man auf pag. 96 noch besonders erwähnt findet.

Es ist natürlich Jedem freigestellt, diese Argumente so hoch oder so niedrig einzuschätzen, wie es ihm beliebt; über ihren durchaus hypothetischen Charakter kann aber um so weniger ein Zweifel bestehen, als GEGENBAUR selbst in den obigen Worten nur von »Annahme möglicher Vorgänge« spricht. Sie stehen und fallen mit den Anschauungen, die über die Stellung des *Amphioxus* zu den Cranioten gehegt werden — ja sie müssten sogar schon fallen, sobald etwa Anzeichen dafür gewonnen würden, dass der Kiemenkorb des *Amphioxus* eine nachträgliche Ausdehnung gewonnen, und die große Zahl seiner Kiemen ein relativ moderner Erwerb dieses abenteuerlichen Geschöpfes wäre, selbst wenn im Übrigen die herkömmlichen Anschauungen über die Abstammungsverhältnisse der Cranioten gegenüber *Amphioxus* bestehen bleiben könnten.

Um so befremdlicher muss es berühren, dass in der großen Monographie FÜRBRINGER's, welche der Ermittlung dieser Verhältnisse gewidmet ist, Anschauungen Ausdruck finden, die das Hypothetische jener GEGENBAUR'schen Doctrinen außer Acht setzen und mit ihnen wie mit feststehenden, erwiesenen Thatsachen operiren. Denn Solches scheint doch der Fall zu sein, wenn FÜRBRINGER auf pag. 439 seiner Monographie bei Besprechung der dorsalen Wurzeln der Occipitalnerven der Selachier das Folgende ausspricht:

»— Ich halte es für im höchsten Maße wahrscheinlich, dass in früher palingenetischer Vorzeit die spinalen Vorfahren der Occipitalnerven mit sensiblen Antheilen versehen waren, die sich indessen, von vorn beginnend, in dem Maße mehr zurückbildeten, als sie mehr und mehr in das Gebiet des Vagus drängten, und als das cutane System der Nn. glossopharyngeus und vagus (Rr. laterales) zu höherer Entfaltung gelangte. Den erwähnten embryologischen Befunden stehe ich jedoch hinsichtlich ihrer Beweisfähigkeit mit einiger Vorsicht gegenüber, vermisse bei ihnen auch, z. Th. wenigstens, die zweifel-



Digitized by Google

lose Ausscheidung sensibler Elemente des Vagus [?], wie ja auch einzelne Autoren gerade auf Grund ihrer ontogenetischen Untersuchungen nähere Beziehungen zwischen Vagus und Occipitalnerven (»ventraler Vaguswurzeln«) behaupten, und zwar, wenn die ontogenetische Beobachtung hierfür allein die entscheidende Instanz wäre, auch mit gutem Recht. Wie leicht aber die ontogenetischen Befunde gerade zur Annahme der Zusammengehörigkeit von Vagus und Occipitalnerven verleiten können, zeigen u. A. die an sich gewiss genauen Untersuchungen KILLIAN's, der in der Glossopharyngeus- und Vaguszone des embryonalen *Torpedo*-Schädels einheitliche, einen gemeinsamen Cölomraum umschließende Urwirbel fand, deren dorsaler Abschnitt die Myotome, deren ventraler die Seitenplatten hervorgehen ließ. Erstere werden von Occipitalnerven, letztere vom N. glossopharyngeus und vagus innervirt; also total heterogene, ursprünglich in longitudinaler Richtung weit aus einander gelegene und erst secundär näher zusammengerückte Nerven betheiligen sich ontogenetisch an der Versorgung des gleichen Urwirbels! Offenbar handelt es sich hier, die Richtigkeit der betreffenden Untersuchungen vorausgesetzt, um cänogenetische Verkürzungen, welche vor der sicheren Instanz [!!] der vergleichenden Anatomie nicht bestehen können und ohne sie bezüglich ihrer wahren palingenetischen Vorgeschichte nur zu Trugschlüssen führen.«

Ich wäre neugierig zu erfahren, wie FÜRBRINGER die von mir gesperrt gedruckten Behauptungen beweisen will. Woher weiß er, dass Vagus und Occipitalnerven ursprünglich in longitudinaler Richtung weit aus einander lagen und erst secundär näher zusammenrückten? Hat er für eine solche Behauptung andere Quellen als GEGENBAUR? War es nicht gerade die »sichere Instanz der vergleichenden Anatomie«, welche zuerst jene Nerven als »untere Vaguswurzeln« vom Hypoglossus unterscheiden lehrte, zu dessen vordersten Wurzeln sie gerechnet wurden? Und ward nicht gerade erst durch die Ontogenie nachgewiesen, dass auch diesen, damals als vorderste Hypoglossuselemente bekannten Nerven vorübergehend dorsale Wurzeln resp. Ganglienrudimente zukamen, wesshalb auch Schreiber dieser Zeilen, dem diese Ganglienrudimente längst bekannt waren, ehe in der Litteratur davon gesprochen ward, dieselben als nicht zum Vagus gehörig kennzeichnete? De facto ließen sich eben diese Ganglienrudimente dicht hinter der Vagusplatte in ihrem Entstehen und Vergehen beobachten — es bedurfte also keiner Vermuthungen oder

Digitized by Google

Annahmen, um ihre Unabhängigkeit vom Vagus festzustellen. Wenn ihre ventralen Wurzeln, nach Auflösung der Ganglienrudimente und nach dem caudalwärts fortschreitenden Wachsthum der ganzen Kiemenregion und damit der zugehörigen Vaguselemente, medial von diesen sich fanden, so war die Auffassung, in ihnen »untere Vaguswurzeln« zu sehen, so lange durchaus berechtigt, als jene ontogenetische Feststellung der ihnen ursprünglich zukommenden Spinalganglien nicht geschehen, und der Vagus als ein Multiplum mit Spinalnerven homodynamer Kopfnerven angesehen ward. Diese Lehre war von GEGENBAUR in seinem grundlegenden Aufsatz über die Kopfnerven des *Hexanchus* begründet und bildete den Ausgangs- und den Angelpunkt der ganzen Reform der Wirbelthiermorphologie, welche ihm zugeschrieben wird. Als aber die Ontogenie Verschiedenheiten in der Entstehungsweise zwischen Kopfganglien und Spinalganglien nachwies (FRORIEP und BEARD), und als sich Differenzen zwischen den dorsalen Kopfnerven und den dorsalen Spinalganglien in ihrer Lagerung zu den Myotomen des Kopfes durch ontogenetische Untersuchungen herausstellten, da fing die auf vergleichend-anatomischer Basis beruhende Lehre von der Homodynamie der Kopfnerven mit den Spinalnerven an, durchlöchert zu werden, was auch GEGENBAUR auf pag. 104 seines oben citirten Aufsatzes aus dem Jahre 1887 mit den Worten aussprach, er habe die Annahme einer »völligen Homodynamie« beider Nervenkategorien verlassen. Wenn aber die Homodynamie nicht mehr völlig war, so hätte festgestellt werden müssen, worin sie mangelhaft geworden, und ob dieser Mangel einen umgestaltenden Einfluss auf die Lehren ausüben konnte, welche auf die völlige Homodynamie gebaut und gegründet waren. Darauf hatten schon FRORIEP und AHLBORN mit Bestimmtheit hingewiesen, und wenn ich mich ihnen damals noch nicht anschloss, so waren es doch ähnliche Erwägungen, welche mich veranlassten, die genaueren Vorgänge der ontogenetischen Entstehung und Differenzirung des gesammten peripherischen Nervensystems in den Bereich meiner Aufgabe zu ziehen; die 16. und 17. Studie verdanken ihnen im Wesentlichen ihren Ursprung. Freilich gewann dabei zunächst der rein histogenetische Gesichtspunkt die Oberhand; aber ich behielt die morphologischen Vorgänge durchaus im Auge, verlegte indessen ihre Darstellung auf spätere Zeit, was ich auch in der 17. Studie auf pag. 259 ausdrücklich hervorhob. Immerhin wird ein aufmerksamer Leser an mehr als einer Stelle Beobachtungen erwähnt finden,



Digitized by Google

die sich auf morphologisch wichtige Vorgänge beziehen, auf deren Bedeutung verwiesen, deren zukünftige Erörterung vorbehalten ward. Als solche Stellen erwähne ich hier die Erörterungen auf pagg. 266, 268, 272, 274, 296 u. a. a. O. Nach mir nahm ein anderer Forscher diese Untersuchungen auf: KUPFFER, und bewies an den Embryonen von *Ammocoetes*, dass die Kopfganglien durch eine doppelte, seitliche, ectodermale Anlage zu Stande kämen, sich dadurch also wesentlich von den Spinalganglien unterschieden. Die KUPFFER'schen Angaben sind zwar von FÜRBRINGER an mehr als einer Stelle seiner großen Monographie ausführlich berücksichtigt, aber es scheint, dass es FÜRBRINGER nicht in den Sinn gekommen ist, der Nachweis, dass die Kopfganglien ihre Hauptbestandtheile in anderer Weise als die Spinalganglien erhielten, könnte auf die Frage nach dem Verbleib der als »reduzirt« angenommenen, hinteren Kopfsomite einen wesentlichen Einfluss ausüben, resp. als Argument gegen das »Aufrücken« der vordersten Kopfsomite in die »freigewordenen« Kopfbezirke Verwendung finden. Wohl aber stoßen wir in der letzten großen Publication GEGENBAUR's (Vgl. Anatomie der Wirbelthiere 1. Bd. 1898 pag. 794) auf eine halbwegs einschlägige Discussion, die wenigstens auf die neu geschaffene Sachlage eingeht. Es heißt dort über die KUPFFER'sche Entdeckung, der zufolge an den Kopfnerven neben den Branchialganglien und Nerven noch eigentliche Spinalnerven sich finden: »dass ein Spinalnerv und ein Branchialnerv einer und derselben Örtlichkeit (der Wurzelleiste) entspringen, deutet entschieden auf einen cänogenetischen Zustand. Bei den übrigen Cranioten sind die Branchialnerven Hirnnerven, welche niemals mit Spinalnerven in gemeinsamem Ursprunge gefunden worden sind, eben so wenig wie ein solcher auf den Petromyzonbefund bezogen werden kann. Wie sich das lösen wird, mag abzuwarten sein. Zu einer Grundlage für die Beurtheilung der Vertebratennerven bietet jene dargestellte Thatsache zu wenig Sicherheit.«

Hieran knüpft GEGENBAUR noch die weitere, höchst charakteristische Bemerkung: »wie oft ontogenetische Ergebnisse sich dem Verständnisse entziehen, lehren auch die Beziehungen des Austrittes der Gehirnnerven zu den Mesodermsegmenten (Somiten), worüber sehr schwankende Angaben bestehen, welche die letzteren als numerisch sehr variirende Bildungen erscheinen lassen. Mir scheint hier der Fall vorzuliegen, dass eine embryologische Thatsache in ihrer Abweichung von dem definitiven Zustande erst selbst zu erklären ist, bevor sie zur Erklärung anderer Zustände als Ausgangs-

Digitized by Google

punkt dienen kann.« Diese Bemerkung macht zunächst die Frage nöthig, von welchem »definitiven Zustande« gesprochen wird? Von dem Zustande des erwachsenen *Ammocoetes?* Gewiss ist die von KUPFFER entdeckte Thatsache des Zusammenhanges eines spinalartig gebildeten Nerven mit einem Kiemennerven mit den herkömmlichen Anschauungen schwer zu vereinigen — sollten aber nicht, nach genauer Ermittelung des Thatbestandes, zunächst die Anschauungen als das modificirbare Element in Anspruch genommen werden? Oder sind sie ein unantastbarer Besitz der Wissenschaft? Dass bis zu KUPFFER's Entdeckung spinalartige Nerven mit Branchialnerven noch »niemals« in gemeinsamem Ursprunge gefunden wurden, kann zugegeben werden — aber die nun von mir aufgedeckten Verhältnisse der Vagusspinalganglien bei den Embryonen von *Torpedo ocellata* (s. oben pag. 40 ff. u. 88 ff.) sowie die merkwürdigen Nerven, welche von der Glossopharyngeus-Vagusplatte abgehen und in die daneben resp. darunter liegenden Myotome sich begeben (s. oben pag. 102), beweisen, dass solche Verbindungen auch bei Selachiern vorkommen und nöthigen auf das bestimmteste dazu, auch den Befund bei *Ammocoetes* nicht mit der eben so bequemen, wie irreführenden Bemerkung »es handle sich um cänogenetische Zustände« bei Seite zu schieben. Wir werden im Gegentheil zu der Einsicht gelangen, dass es sich dabei um durchaus palingenetische Zustände handelt, die allerdings mit den auf vergleichend-anatomischer Basis beruhenden Lehren auf das schroffste collidiren und desshalb den Ausgangspunkt gründlicher Reformen eben dieser Anschauungen abgeben dürften, wobei denn vor allen Dingen nicht vergessen werden darf, dass dieselben, wie ich oben mit GEGENBAUR's eigenen Worten hervorhob, nur auf einer »Annahme möglicher Weise stattgehabter Vorgänge« beruhen, nicht aber auf Resultaten directer Beobachtung, die, GEGENBAUR zufolge, nicht möglich war.

Das Vorhandensein spinalartiger Nerven und Ganglien, welche von der Vagusplatte herstammen und serial mit den Nerven und Ganglien der auf den Vagus dicht folgenden Occipitalnerven sowohl in dem örtlichen als zeitlichen Auftreten durchaus übereinstimmen, lässt aber die Natur der Somite, welche bei *Torpedo* medial von der Vagusplatte sich finden, noch klarer hervortreten. Wir sahen oben (pag. 29 ff.), dass die FÜRBRINGER-BRAUS'sche Bezeichnungsweise der Occipitalsomite, welche ursprünglich auf *Heptanchus* resp. *Spinax* gegründet ward, in ihrer Anwendung auf *Torpedo* zu Incongruenzen führte, da vom Ende der Vagusplatte bis zum Glossopharyngeus bei

Digitized by Google

letzterem nahezu sechs Somite sich finden, während bei *Spinax*, wie auch bei *Mustelus* und *Heptanchus* nur zwei, höchstens zwei bis drei zu rechnen sind. Das Vorkommen besonderer Ganglienreste an den hintersten dieser eigentlichen Vagussomite von *Torpedo* verleiht ihnen nun noch größeren Anspruch auf primitive Selbständigkeit und macht die Frage unabweisbar, ob denn diesen Somiten, deren dorsale Abschnitte vollständig vorliegen, welche sogar noch ihre besonderen Ganglien aufweisen — ob diesen keine ventralen Abschnitte zukommen? Es war doch gerade durch GEGENBAUR der stärkste Nachdruck darauf gelegt worden, dass dem ersten Somit der Reihe, dem Mandibularsegmente, sein ventraler Abschnitt, die Adductor-Mandibulae-Muskulatur, uranfänglich zukäme, zumal da ja ihre Höhlen von Anfang an in Zusammenhang stehen und nur nachträglich von einander getrennt werden. Es ist eben so sicher, dass den Rumpfsomiten uranfänglich ein Stück der Seitenplatten zukommt, und dass die Metamerisation derselben, wenn nicht auf andere Weise, so doch durch die Nierenbildung auf das klarste nachgewiesen werden kann. Dass also jedem einmal angelegten Somit bei den Cranioten — denn bei *Amphioxus* ist es ja nach dem Zeugnis gerade der vergleichenden Anatomie ganz anders in Folge der Bildung der Peribranchialhöhle! — sein zugehöriger Abschnitt der Seitenplatten zukommt, wird wohl von keiner Seite bestritten werden. Dass also auch den Somiten *u*, *t*, *s*, *r*, *q* und *p*, die sich bei *Torpedo* als medial von der Glossopharyngeus-Vagusplatte gelegen beobachten lassen, entsprechende Abschnitte der Seitenplatten zugehören, wäre eine a priori anzunehmende Nothwendigkeit, die sich auch mit Leichtigkeit a posteriori durch Beobachtung der frühesten Embryonalstadien feststellen lässt und von mir bereits im Jahre 1890 (15. Studie Taf. 1 Fig. 2—4) und eben so von KILLIAN festgestellt worden ist. Aus eben den Seitenplattenabschnitten der oben genannten Somite *u*—*p* gehen nun aber de facto die Visceralhöhlen und die aus ihnen entstehende Muskulatur mit Einschluss des Trapezius hervor — sie werden von Seitenhornfasern des Glossopharyngeus und Vagus innervirt, der Trapezius sogar von Fasern, welche mit dem Accessorius zu homologisiren sind, während für die zugehörigen Myotome rudimentäre ventrale Wurzeln bis *u* und *t* gefunden werden, *s* oder *r* aber Spinalganglienreste oder Nerven aus der Ganglienleiste empfangen — und nun soll gerade diese, örtlich und zeitlich zusammenfallende Innervation der Occipitalmetameren durch branchiale und spinale Nerven den Beweis liefern, dass die dorsalen Theile

Digitized by Google

der Occipitalmetameren und die gleichzeitig mit ihnen sich anlegenden, ventralen Abschnitte primär nicht zusammengehören, vielmehr »durch cänogenetische Verkürzung« erst mit einander in örtliche Berührung gekommen seien?

Die oben mitgetheilten Aussprüche sind indessen so emphatisch, dass man zumal bei einem Forscher, wie FÜRBRINGER, der so oft und so nachdrücklich den Werth vorsichtiger Zurückhaltung und mühseligen Erforschens thatsächlicher Grundlagen hervorhebt, nicht zweifeln darf, es handle sich für ihn um sichere, feststehende Ergebnisse vergleichend-anatomischer Forschung, an deren ausschlaggebender Bedeutung um so weniger zu zweifeln sei, als er auch auf pag. 692 seiner Monographie, bei Gelegenheit von Betrachtungen über Visceralbogen und Visceralhöhlen, bemerkt: »— An dem *Torpedo*-Embryo fehlen über die Visceralhöhlen noch abschließende Untersuchungen; was KILLIAN darüber mittheilt, ergiebt weniger als die eben erwähnten Befunde von *Acanthias*; im prämandibularen Gebiete wurde nichts gefunden, im mandibularen auf Grund von noch unabgeschlossenen Beobachtungen die Anlage von zwei Visceralhöhlen behauptet (ein Befund, der auch anders gedeutet werden kann), im hyoidalen und den folgenden Branchiomeren nur je eine viscerale Höhle gesehen; zugleich geht aber aus der auch für die Occipitalzone beschriebenen Kommunikation der Branchialhöhlen mit den Somithöhlen (welche zu ursprünglich ganz verschiedenen Metameren gehören, die ersteren zum paläocranialen, die letzteren zum spinalen Gebiete) die völlig cänogenetische, nur zu Täuschungen Veranlassung gebende Natur dieser Beobachtungen hervor.«

Damit man aber ja nicht glaube, FÜRBRINGER sei sich über die Tragweite dieser Behauptungen nicht klar geworden, will ich eine dritte Stelle wörtlich citiren, in der die ganze Frage noch mehr detaillirt wird (l. c. pag. 572). Aus Anlass des M. subspinalis heißt es:

»Mit den morphologischen Ergebnissen, betreffend den Subspinalis, harmoniren die bisherigen ontogenetischen Untersuchungen. Wenn dieselben auch, mit Ausnahme einiger mehr allgemein gehaltenen Angaben DOHRN's, nicht eigentlich auf den Subspinalis oder die epibranchiale spinale Muskulatur, sondern nur auf die Anfänge der Seitenrumpfmuskulatur gerichtet sind, so wird doch von den Autoren . . . . . angegeben, dass diese Anfänge bei *Acanthias*, *Pristiurus* und *Scyllium* aus den letzten vier bis fünf Kopfsomiten sich herausbilden, dass somit die Embryonen der genannten Selachier die gleiche Zahl von Myomeren wenigstens zur Anlage bringen,

Digitized by Google

welche die Notidaniden zeitlebens behalten. In diesem Stück leistet somit die Ontogenie mehr als in der embryologischen Untersuchung der Occipitalnerven [?], wo sie bisher bei den pentanchen Haien nur drei erwiesen hat. Nach VAN WIJHE und HOFFMANN ist das erste der hier in Frage kommenden vier Kopfsomite das sechste, während das dritte den Rectus externus hervorgehen lasse; zwischen ihnen liegen somit das vierte und fünfte Somit, aus welchen sich keine Muskeln bilden. Da das sechste Somit dem Occipitalnerven *w* entspricht, so würde das fünfte zu dem bei *Hexanchus* und *Heptanchus* wirklich vorhandenen Occipitalnerven *v* gehören, viertes und drittes dagegen zu den — Mangels ontogenetischer Untersuchungen an Notidaniden — bisher noch nicht gefundenen, aber aus vergleichend-morphologischen Gründen wahrscheinlich gemachten Occipitalnerven *u* und *t*. Das dritte Kopfsomit der genannten Embryologen wird sonach aus vergleichend-anatomischen Gründen durch einen — ursprünglich im segmentalen Niveau des Vagusgebietes, wenn nicht hinter demselben befindlichen — Occipitalnerven, auf Grund der ontogenetischen Befunde durch den zwischen Trigeminus und Facialis liegenden Abducens innervirt! Hier liegt eine Discrepanz zwischen vergleichend-morphologischer und descriptiv-ontogenetischer Untersuchung vor, wie sie größer nicht leicht gedacht werden kann. [Allerdings!] Obwohl im vorliegenden Falle die vergleichende Morphologie sich zur Zeit noch mit bloßen Schlüssen begnügen muss, die descriptive Ontogenie aber über gesicherte (wenn auch nicht allenthalben anerkannte, vgl. z. B. RABL 1889 pag. 320f., 1892 pag. 133) Untersuchungsbefunde zu verfügen glaubt, stehe ich doch nicht an, den ersteren die größere Zukunft zu geben. Wieder zeigt hier der specielle ontogenetische Befund ganz ungemeine Verkürzungen und Zusammenschiebungen [!?], welche die wirkliche, erst auf dem mühseligen Wege vorsichtiger morphologischer Vergleichung zu erschließende Vorgeschichte kaum ahnen lassen und nur geeignet sind, zu Täuschungen Anlass zu geben.«

Der Astrolog im Faust sagt: »wer Wunder hofft, der stärke seinen Glauben!« Das hat aber FÜRBRINGER offenbar nicht nöthig — sein Glaube ist allen Ereignissen nicht nur gewachsen, sondern überlegen. Die Ontogenie kann beobachten, was sie will — das stört ihn nicht in seinem Glauben: harmonirt sie nicht in ihren Ergebnissen mit den »Schlüssen, die auf dem mühseligen Wege vorsichtiger morphologischer Vergleichung gewonnen werden«, so wird sogleich an die stets bereite »Cänogenie« appellirt, es werden Ver-

Digitized by Google

schiebungen, Verkürzungen, zeitliche und örtliche, angenommen — es wird aber bei Leibe nicht daran gezweifelt, ob die »sichere Führerin« die »Vergleichung«, nicht etwa auf dem Holzwege sei oder sich in eine Sackgasse verrannt habe[1]!

Bis zu welcher Höhe aber der »Glaube« an »cänogenetische« Verschiebungen bei FÜRBRINGER sich entwickelt hat, das lernt man erst ganz würdigen, wenn man seine Auseinandersetzungen über den

[1] Wie eingewurzelt aber die Vorstellung ist, dass in sehr beträchtlichem Umfange zwischen Kopf und Rumpf Somite ausgefallen seien, und wie fest die Überzeugung FÜRBRINGER's von dem »Vorrücken von Rumpfsegmenten in den Kopfbereich« steht, ergiebt auch seine Auffassung des Nervus accessorius Willisii. Auf pag. 551 ff. fasst er zusammen, was seine Forschungen über diesen Nerven ergeben haben, und schließt mit den Worten (pag. 553): »Man hat danach das Recht, anzunehmen, erstens, dass bei den frühen Vorfahren von *Hexanchus* (und überhaupt der Haie) das Gehirn mit einer sehr langen, einem mehrfachen Multiplum von metamerisch angeordneten cerebralen Nervenkernen vergleichbaren, motorischen Urprungssäule des Vago-Accessorius abschloss, und dass erst darauf das Rückenmark mit den motorischen Ursprungskernen der damals noch durch spinale Nerven repräsentirten Occipitalnerven des jetzt lebenden *Hexanchus* folgte; zweitens, dass von da ab die Vorwanderung dieser spinalen Nerven und die Überkreuzung des Vago-Accessorius sich anschloss.«

Wir können aus diesen Worten erschließen, wie viele Segmente, nach FÜRBRINGER'schen Anschauungen, im Minimum ausgefallen sein müssen. Der Accessorius greift nach seiner eigenen Darstellung bei *Hexanchus* bis auf die Höhe des Somits *w* oder *x* zurück. Also bis dahin reichte das »mehrfache Multiplum« metamerisch angeordneter cerebraler Nervenkerne. Diese Strecke entspricht heute etwa 8—10 Metameren. Eingewandert in den Kopfbereich oder vorgerückt wären aber eben so viele Rumpfsegmente, also mit denjenigen, welche bei *Torpedo* bis an die Ohrblase angelegt, aber nicht einmal mehr im Embryo erhalten werden, beinahe ein Dutzend! Wie aber die Metameren ausgesehen haben können, welche zu dem »mehrfachen Multiplum« von cerebralen Nervenkernen ursprünglich gehörten, bleibt räthselhaft; denn Myotome mit ventralen Spinalnerven können sie nicht gehabt haben, sonst wären sie ja eben doch Rumpfsegmente gewesen, und wir wären auf dem alten Fleck. Wenn sie aber Kiemenspalten bildeten, so müssen sie auch zugehörige Kiemenmuskeln gehabt haben — wo die aber herkamen, bleibt wieder räthselhaft: sind doch die Kiemenmuskeln die ventralen Theile der Somite, deren dorsale eben die Myotome bilden. Was die »mehrfachen Multipla« metamerisch angeordneter cerebraler Nervenkerne zwischen Vagus und vordersten Spinalnerven also zu thun hatten, ist ein Geheimnis FÜRBRINGER's, für welches er auf den cänogenetischen Deus ex machina angewiesen bleibt. Wie weit in Wirklichkeit von einer Überkreuzung des Accessorius, resp. Vorwanderung von Spinalnerven geredet werden kann und in welchem, vom FÜRBRINGER'schen sehr verschiedenen Sinne, kann erst im Zusammenhang mit Darlegungen über die Natur des M. trapezius und des Pericards gezeigt werden, an die ich indess, wie ich schon oben bemerkt, zunächst gar nicht rühre.

Digitized by Google

N. trochlearis und den M. obliquus superior liest. Zur Kennzeichnung dieser modernsten »Methode« der vergleichenden Anatomie, unqueme Ergebnisse der Ontogenie bei Seite zu schieben, seien dieselben hier wörtlich beigebracht. Es heißt auf pag. 681:

»— Ganz abweichend, nicht allein von den anderen ventralen, sondern überhaupt von allen Nerven des Körpers, verhält sich der Trochlearis, der unter completer Kreuzung mit seinem antimeren Partner in ultradorsalem Verlaufe auf die andere Seite übertritt und erst dort zu seinem Muskel (Obliquus superior) geht. Von den oben (hier nicht wiederholten) mitgetheilten Erklärungsversuchen für diesen abweichenden Verlauf scheint mir der von His gegebene das eigentliche Problem in seiner tieferen causalen Bedeutung gar nicht zu treffen; dessgleichen halte ich den von VAN WIJHE mitgetheilten, ganz abgesehen davon, dass er auf falschen, HYRTL und HEITZMANN entlehnten Grundlagen ruht, sowie den eine successive Umbildung aus einem sensiblen in einen motorischen Nerven postulirenden, weder für die Erklärung ausreichend, noch überhaupt annehmbar. Dagegen erblicke ich in dem von HOFFMANN ausgesprochenen Gedanken, wenn ich ihm auch in der specielleren Durchführung nicht folgen kann, doch den Ausblick in die rechte Gegend. Ich bin geneigt, den M. obliquus superior von einem alten dorsalen Muskel[1] abzuleiten, der ursprünglich mit dem ihm benachbarten Muskel der Gegenseite für die Bewegung des Parietalauges (dessen langer Nerv die frühere Beweglichkeit noch jetzt andeutet [?]) bestimmt war[2] und mit der secundären Rückbildung desselben und der höheren Ausbildung der paarigen Augen neue aberrative Muskelelemente (bei gleichzeitigem successiven Schwund der alten, dem parietalen Auge zugehörigen) hervorgehen ließ, welche unter Kreuzung und dorsaler antimerer Überwanderung [!!] sich ganz in den Dienst der bleibenden Augen der Gegenseite stellten, somit eine Muskelwanderung zu statuiren, welche noch jetzt aus der als peripher zu beurtheilenden

[1] »Dass diese dorsale Lage keinen Gegengrund gegen die Ableitung aus einem Somite bildet, braucht nicht besonders betont zu werden.«

[2] »Ich bin also der Ansicht, dass auch der Stammvater des M. obliquus superior ein an den Bulbus des Parietalauges gehender Muskel war, und unterscheide mich darin von HOFFMANN, der den N. trochlearis die Schutzorgane [welche, ist nicht ausgeführt] des Parietalauges versorgen ließ.«

Digitized by Google

Kreuzung der beiden Nn. trochleares[1] abgelesen werden kann, auch für die auffallend späte [?] ontogenetische Ausbildung des M. obliquus superior und N. trochlearis, dessen primitives Verhalten (DEITERS, GOLGI) und die großen Schwierigkeiten, mit denen gerade hier die embryologische Untersuchung zu kämpfen hat, eine gewisse Illustration abgiebt. Selbstverständlich will dieser Versuch der Erklärung nur eine Idee, ein Programm für künftige Untersuchungen sein; doch glaube ich, dass diese mit der Thatsache der peripherischen Überkreuzung der beiden Nn. trochleares und der Ausbildung der Mm. obliqui superiores aus dem somitischen Material der Gegenseite zu rechnen haben werden.« Über dasselbe Thema heißt es weiter auf pag. 704:

»Der Oculomotorius gilt allgemein als der erste, der Trochlearis als der zweite, der Abducens als der dritte Augenmuskelnerv. Auf Grund der Beobachtungen VAN WIJHE's und seiner Nachfolger werden ihre Muskeln von drei auf einander folgenden Somiten derselben Körperseite abgeleitet. Überhaupt besteht, so weit ich sehe, bei keinem Embryologen Zweifel, dass alle diese Muskeln der gleichen Körperhälfte entstammen. Wie ich oben ausgeführt, kann ich hier nicht folgen, indem der Verlauf des N. trochlearis mir zeigt, dass sein Muskel der entgegengesetzten Körperhälfte entstammt und von dem dorsalen Bereiche derselben successive in das antimere laterale Gebiet eingewandert ist [!!!]. Wenn der rechtsseitige M. obliquus superior mit den rechtsseitigen Mm. recti et obliquus inferior aus dem Materiale der rechten Seite sich ontogenetisch aufbaut, so ist das eine Cänogenie; die palingenetische Reconstruction hat ihn auf die linke Seite zu verweisen, dagegen den linken M. obliquus superior aus dem rechtsseitigen Somitenmaterial abzuleiten. Zugleich stellt er sich als dorsal vom Bulbus befindlicher (suprabulbärer) Muskel den übrigen, ursprünglich ventral davon liegenden (infrabulbären)

[1] Dass es sich bei der Trochleariskreuzung nicht um eine centrale, durch antimere Verschiebung der Ursprungskerne zu Stande gekommene, sondern um eine peripherische, durch peripherische Einflüsse bedingte, Kreuzung handelt, geht aus der ganzen Anordnung derselben deutlich [??] hervor. HOFFMANN thut dieser Kreuzung keine Erwähnung. MARTIN ... lässt den N. trochlearis zuerst in der Hauptsache ungekreuzt entspringen; nur ein kleiner Theil seiner Fasern komme aus der entgegengesetzten Seite, später würden die ungekreuzten Fasern verdeckt. Danach scheint es, als ob MARTIN eine centrale Kreuzung (die ich nicht acceptiren kann) annimmt.«

Digitized by Google

Muskeln des Auges gegenüber; wahrscheinlich ist er, wie bereits erwähnt, Abkömmling einer alten dorsalen Aberration an das parietale Auge, während die andern Muskeln nur an den paarigen Augen aberriren, zunächst an der Ventralfläche derselben, danach aber um den ganzen Bulbus herumgreifen. Ob der M. obliquus superior dabei aus einem kompleten, ursprünglich zwischen den Myotomen des Oculomotorius und Abducens gelegenen Myomer hervorgegangen ist, oder ob er nur dem dorsalen Theile eines solchen entstammt, kann ich nicht sagen. Wohl aber möchte ich behaupten, dass die Myotome der beiden letztgenannten Nerven, wenn sie nicht schon von Anfang directen Anschluss an einander hatten, denselben im ventralen Gebiet bald gewannen[1].

In der That, wenn FÜRBRINGER es für möglich hält, dass »cänogenetische Einflüsse« das Zellmaterial, aus dem der M. obliquus superior der rechten Körperhälfte entsteht, aus der linken Mesodermanlage, das der linken aber aus der rechten herübergeschafft haben, dann muss es ihm auch eine Kleinigkeit sein, das Material der Seitenplatten der Occipitalsomite nicht von denselben Metameren herzuleiten, deren Myotome von Anfang an im Embryo dorsal von diesen Seitenplatten liegen und mit ihrem Zellmaterial in Contact stehen, sondern von irgend welchen anderen, davor, dahinter oder irgend wo sonst gelegenen Theilen des Embryos herbeizuschaffen — dann haben weder KILLIAN's noch irgend welche anderen factischen Beobachtungen des ontogenetischen Geschehens die geringste Beweiskraft, und die »vorsichtige morphologische Vergleichung auf ihren mühseligen Wegen« reicht vollkommen hin, die Arbeit allein zu machen.

Um so weniger aber wird FÜRBRINGER es mir verübeln, der ich ja mit diesen mühseligen Wegen der morphologischen Vergleichung nicht so vertraut bin, wie er, wenn ich ihm einige Fragen und Zweifel vorlege, die meinem nur ontogenetisch geschulten Auge sich darbieten, von dem vergleichend morphologischen Standpunkte aus aber gewiss spielend gelöst werden. Es wird FÜRBRINGER sicherlich nur angenehm sein, eine so vortreffliche Gelegenheit zu haben, die Überlegenheit der vergleichenden Morphologie über die descriptive

[1] »Selbstverständlich schließt das nicht aus, dass sich die von der anderen Seite übergewanderte Anlage des M. obliquus superior von oben her secundär zwischen diese beiden Myotome einschiebt und so cänogenetisch eine Aufeinanderfolge der Myomeren des Oculomotorius, Trochlearis und Abducens zur Anschauung bringt«.

Digitized by Google

Ontogenie zu erweisen, zumal da er auf pag. 712 seiner großen Monographie die folgenden schönen und erhebenden Worte ausspricht:

»Der vernünftige Forscher wird nicht zügellos und führerlos in die Ferne irren, sondern wird sich den beiden Führerinnen, der vergleichenden Morphologie und der Ontogenie, anvertrauen. Und wenn auch das, was letztere, die jüngere Schwester bisher auf diesem Gebiete dargeboten, selbst hinsichtlich der rein thatsächlichen Grundlagen, noch ein Wirrwarr von widersprechenden und sich theilweise aufhebenden Angaben bildet, wenn auch die am meisten gesicherten Untersuchungsbefunde der besten embryologischen Arbeiter an sich für die Lösung höherer und weitergreifender phylogenetischer Probleme nicht ausreichen, so findet er bei der älteren, auf mehr gesicherter Basis stehenden, tiefer und weiter blickenden Schwester den rechten Gradmesser für den Werth der einzelnen ontogenetischen Ergebnisse, die sichtende Hand zwischen dem, was als cänogenetisch auszuscheiden, und dem, was als palingenetisch für die Phylogenese zu verwerthen ist. So wird die vergleichende Morphologie sowohl durch die von ihr zu Tage gebrachten Funde, wie durch ihre kritische Thätigkeit zum wahren Lichtträger, so gewinnt auch die Ontogenie durch sie nur Förderung und Bereicherung, und es erscheint mir gar nicht zweifelhaft, dass kein weiter blickender Embryologe sich der Einsicht von der Unentbehrlichkeit der vergleichenden Morphologie für die ontogenetische und phylogenetische Forschung verschließen kann. So, von beiden Führerinnen geleitet, mag der Arbeiter den Ausflug wagen, getrost, aber selbstverständlich mit jener Bescheidenheit, welche der Einzelne stets den großen, die Arbeiten ganzer Generationen erfordernden Aufgaben entgegenbringen muss. — —«

Die Fragen nun, welche ich »der tiefer und weiter blickenden Schwester«, oder FÜRBRINGER, der für sie mit der eben gerühmten Bescheidenheit das Wort führt, vorlegen möchte, sind die folgenden:

1) Wann, in welchem phylogenetischen Stadium der Vorfahrenentwicklung der Wirbelthiere soll die Bildung des Parietalauges stattgefunden haben, zu dessen Bewegung die Mm. obliqui superiores ursprünglich bestimmt gewesen sind? So weit ontogenetische Nachrichten bisher noch als beweiskräftig angesehen wurden, kann dies unpaare Parietalauge erst entstanden sein, als das Centralnervensystem, das ja nach FÜRBRINGER (l. c. pag. 713) sich als eine dorso-mediane Platte anlegte und dann zu einer Rinne vertiefte, sich zu einem vom ectodermalen Integument geschützten Nerven-

Digitized by Google

rohre geschlossen hatte. Dass dies parietale Auge bei denjenigen Cranioten, bei denen es überhaupt gefunden wird, vergleichsweise spät aus der dorsalen Verschlussplatte des Medullarrohres sich hervorbildet, mag ja wiederum auf »cänogenetischen Hemmungseinflüssen« beruhen — aber es ist nicht leicht zu begreifen, wie das unpaare Parietalauge vorhanden sein sollte, ehe es zur Bildung des Medullarrohres gekommen war.

2) Wie sollen wir uns die Anlage und die Disposition des Mesoderms, speciell der muskelbildenden Theile desselben, am Kopfe vorstellen, als die Medullarplatten bei den auch von FÜRBRINGER so vorausgesetzten Vorfahren der Wirbelthiere noch nicht geschlossen und zum Rohre umgebildet waren? Nach ihm lagen damals unter der dorso-medianen Medullarplatte die unpaare Chorda und zwei paarige, zu beiden Seiten derselben gelegene mesodermale Platten, welche die primordialen Anlagen des Stütz-, Muskel-, Urogenital- und Gefäßsystems darstellten (l. c. pag. 713). Wo lagen damals diejenigen Somite, aus deren Umwandlung die Elemente des M. obliquus superior und der gesammten späteren Mandibularhöhle, also der ganzen Kaumuskulatur etc., hervorgingen? Griffen sie vielleicht seitlich um die offene, in ihrer ganzen Breite daliegende Medullarplatte von beiden Seiten herum und begegneten sich zwischen Medullarplatte und Ectoderm dorsal? Oder schoben sie sich zwischen der Medullarplatte und Chorda resp. dem Darm von einer Seite zur anderen durch?

3) Wenn wir heute den Trochlearis, nach FÜRBRINGER, von seiner dorsal — also, ehe das Rohr als solches bestand, natürlich lateral — gelegenen Ursprungsstelle auf der einen Seite auf die andere Seite mit seinen Fasern hinübergehen sehen, so liegt die Frage nahe, ob der Trochlearis schon als Nerv bestand, als das Centralnervensystem noch eine dorso-mediane Platte und kein Rohr war. Wo und wie verlief er damals? Wie erreichte er den nach FÜRBRINGER's Anschauungen noch nicht in das andere Antimer übergewanderten Vorfahren des M. obliquus superior? Verlief er lateralventral von der Medullarplatte, wie die übrigen Nerven, um zu seinem Muskel zu gelangen, oder war er damals schon dorsal gerichtet? und wo traf er dann sein Endorgan, den Vorfahren des Obliquus superior?

4) Wie sollen wir uns die »cänogenetischen Einflüsse« vorstellen, die schließlich dazu geführt haben, dass Muskelfasern eines Antimers auf das andere überwandern? Wesshalb konnten sie nicht auf der ursprünglichen Seite bleiben? Selbst wenn sie wirklich

Digitized by Google

das dorsale Parietalauge zu bewegen hatten, ist es schwer zu begreifen, wesshalb sie sich in solcher Weise auf die Wanderschaft begaben. Wir kennen eine Menge Muskeln — z. B. alle die Muskeln der unpaaren Rückenflosse, welche so dorsal als möglich gerückt sind — aber von keinem einzigen wird berichtet, dass er ursprünglich aus dem anderen Antimer herstamme. Gewiss giebt es an den ausgewachsenen Thieren mancherlei Bildungen, welche auf der Mittellinie oder Mittelebene einander berühren und verschmelzen, ja wohl auch scheinbar unpaar werden. Aber meist können wir beim Verfolgen ihrer Entwicklung nachweisen, dass sie von beiden Seiten gleichmäßig nach der Mitte strebten und erst nachträglich sich verbanden. Wesshalb aber die Vorfahren des Obliquus superior mitsammt denen des Trochlearis es vortheilhafter gefunden haben sollten, von dem einen Antimer auf das andere überzugehen, also ein Chassez-croisez in optima forma vorzunehmen, das — ich wiederhole es — bleibt dem beschränkten Unterthanenverstande des descriptiven Ontogenetikers verschlossen und muss von den regierenden Behörden der vergleichenden Morphologie klargestellt werden. FÜRBRINGER muss es wissen, denn sonst könnte er nicht kurz und bündig decretirt haben: »Wenn der rechtsseitige Obliquus superior mit den rechtsseitigen Mm. recti et obliquus inferior aus dem Materiale der rechten Seite sich ontogenetisch aufbaut, so ist das eine Cänogenese; die palingenetische Reconstruction hat ihn auf die linke Seite zu verweisen, dagegen den linken Obliquus superior aus dem rechtsseitigen Somitenmaterial abzuleiten.«

Diese vier Fragen erwarte ich von FÜRBRINGER beantwortet zu sehen, will er die Prätensionen rechtfertigen, die er als Vertreter der vergleichenden Anatomie — nicht Morphologie, wie er es zu nennen beliebt: Morphologen sind, ich wiederhole es, die Ontogenetiker auch, sogar vergleichende Morphologen — den Ontogenetikern gegenüber auf Schritt und Tritt in seiner großen Monographie erhebt.

Was nun in Wirklichkeit die Ontogenie über Ursprung und morphologische Bedeutung des Trochlearis und seines Muskels zu sagen hat, weiß ich jetzt, nach eingehendsten, vergleichenden Untersuchungen sehr viel genauer, als vor zehn Jahren, da ich zum letzten Male über diese Probleme das Wort nahm, und kann FÜRBRINGER versichern, dass von seiner wunderbaren Doctrin des »Überwanderns aus einem Antimer in das andere« und von der »peripherischen« Kreuzung des Trochlearis selbstverständlich keine Rede sein kann,

Digitized by Google

dass also der Versuch, auch hier einen eben so unmöglichen wie völlig überflüssigen »cänogenetischen Vorgang« zu construiren, gänzlich verunglückt. Die eingehende Darlegung dieser neuen Resultate behalte ich mir für meine nächste Publication vor, welche sich mit dem Vorderkopf und in ganz besonderer Weise mit der Muskulatur des Auges und ihrem Zustandekommen beschäftigen wird; hier sei nur so viel angegeben, dass ich im Wesentlichen FRORIEP's Angaben über das Hervorgehen des Trochlearis aus isolirten Elementen der Ganglienleiste durchaus bestätigen kann: er wächst von der Peripherie her dorsal in das Medullarrohr in horizontaler Richtung hinein und greift dabei in die Zellen des anderen Antimers hinüber, wodurch eben, wie MARTIN ganz richtig bemerkt, eine centrale Kreuzung seiner Fasern entsteht. Der Obliquus superior seinerseits geht aus der vordersten Partie der lateralen Wandungen der Mandibularhöhle hervor, die um so weniger aus dem anderen Antimer herrühren kann, als die dazu gehörigen mittleren Abschnitte derselben Somite in die Bildung des M. rectus externus aufgehen, welche, wie ich schon oben pag. 208 bemerkte, den vordersten Abschnitt eben dieses Muskels bilden. Ursprünglich gehören die vorderste Partie des Rectus externus und der Obliquus superior zusammen, als Theile zweier Somite der Mandibularhöhle, deren übrige Abschnitte u. A. auch in die Bildung des Adductor mandibulae aufgehen. Die dorsale »Wanderung« des Obliquus superior ist ein späterer Vorgang, der allmählich sogar in ein frontal-rostrales Wandern über den Bulbus hinaus übergeht. Diese Verhältnisse sind aber äußerst complicirt und können in ausreichender Weise hier nicht dargestellt werden.

So wenig thatsächlicher Hintergrund also für die zuversichtliche Behauptung FÜRBRINGER's von cänogenetischen Vorgängen in der Bildung des Obliquus superior und des Trochlearis existirt, so wenig gerechtfertigt ist auch die Annahme cänogenetischer Verkürzungen und cänogenetischen Verschiebens in der Occipitalgegend in dem Umfange und mit den Wirkungen, wie sie ursprünglich von GEGENBAUR und im Anschluss an ihn von FÜRBRINGER und Anderen als ein κτῆμα εἰς ἀεὶ der Wirbelthiermorphologie gepredigt werden. Von einem Zugrundegehen hinterer Kopfsomite in der Art, dass sie überhaupt nicht mehr zur Anlage gelangen, giebt die Ontogenie keinerlei Anzeichen, eben so wenig von einer Verschiebung der ursprünglichen Metameren in solcher Weise, dass die dorsalen Abschnitte eines oder mehrerer Rumpfmetameren von Anfang des

Digitized by Google

embryonalen Geschehens an in unmittelbaren Zusammenhang mit ventralen (Seitenplatten-) Abschnitten anderer, ursprünglich vor ihnen gelegener Kopfmetameren träten. Die vergleichende Anatomie, welche diese Annahme macht, will desshalb auch die directe Beobachtung (GEGENBAUR 1887 pag. 94) hier nicht gelten lassen und beruft sich ihr gegenüber auf die »Vergleichung«. Wo steckt nun aber der aus der »Vergleichung« hergenommene zwingende Grund zu einer Annahme, welcher die Ontogenie, auf directe Beobachtung gestützt, die Geltung abspricht? Einzig und allein in der von GEGENBAUR im Jahre 1871 begründeten Vorstellung der Polymerie des Vagus und Homodynamie seiner Ganglien mit Spinalganglien.

Blicken wir auf den Zustand der Morphologie jener Zeit zurück, so tritt uns in dem GEGENBAUR'schen Aufsatz »Über die Kopfnerven von *Hexanchus* und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels« nicht nur der Ausgangspunkt einer umfassenden Reform der gesammten Wirbelthiermorphologie, sondern auch die Wurzel der missverständlichen Beziehungen zwischen vergleichender Anatomie und Ontogenie, sowie der vielfachen Competenzconflicte entgegen, die besonders in den letzten beiden Jahrzehnten zwischen den beiden »Schwestern« der Morphologie ausgebrochen und heut zu Tage fast bis zu einem Zweikampf gediehen sind, welcher die Übermacht der einen oder der anderen entscheiden muss.

Auf pag. 499 jenes GEGENBAUR'schen Aufsatzes heißt es: »Das Problem lautet: Lassen sich die aus dem Gehirn entspringenden Nerven nach dem „Typus" der aus dem Rückenmarke entspringenden erklären, und sind erstere demgemäß durch eine Umwandlung von solchen Nerven entstanden nachzuweisen, welche ursprünglich mit den letzteren übereinstimmten?«

»Diese Fragen sind zugleich Theile eines weit umfänglicheren Problems, jenes der Entstehung des Kopfes der Wirbelthiere. Würde nachzuweisen sein, dass zu der Annahme Grund besteht, die Kopfnerven seien aus Modificationen von nach dem Typus von Spinalnerven sich verhaltenden Nerven hervorgegangen, so würde nicht bloß das Gehirn als das modificirte Vorderende eines ursprünglich mit dem Rückenmarke gleichartigen centralen Nervensystems sich herausstellen, sondern der ganze als Kopf erscheinende Körperabschnitt würde sich auf einen einfacheren Zustand zurückverfolgen lassen, in dem er von dem übrigen Körper nur wenig verschieden sich ergäbe. Dass hierbei auch das Kopfskelet in Betracht gezogen



Digitized by Google

werden muss, ist selbstverständlich. Somit eröffnet sich hier vom Nervensysteme aus der Weg zu einer der wichtigsten Fragen vergleichend-anatomischer Forschung. Auf dem Verfolge dieses Weges wird sich ergeben, ob und welche Aussicht zur Lösung der Frage besteht.«

Die von mir gesperrt gedruckten Zeilen bestätigen, was ich oben sagte. Von den Kopfnerven, in diesem Falle vom Vagus her, leitet sich in letzter Instanz die Vorstellung ab, es müssten Kopfsomite zu Grunde gegangen sein, welche durch Vorwärtswanderung von Rumpfsomiten ersetzt werden.

Die andere Stelle, welche den Keim der Competenzconflicte zwischen dem Geltungsbereich vergleichend-anatomischer und ontogenetischer Argumente enthält, findet sich l. c. auf pag. 498 und lautet folgendermaßen:

»— Die Entwicklungsgeschichte des Darmrohres und seiner Drüsenorgane, der Organe des Kreislaufs, sowie jener des Urogenitalsystems u. A. m., lässt eine Fülle des Lichtes auf das complicirtere Verhalten des ausgebildeten Organismus ausstrahlen, und erläutert Einrichtungen, die ohne jene Kenntnis zusammenhangslos bleiben. Die Beispiele hierfür sind so zahlreich und dabei so naheliegend, dass wohl keines angezogen zu werden braucht. Wenn nun jene ontogenetischen Befunde zwar wieder nur durch die Vergleichung aufgeklärt werden, insofern sie dabei als ererbte Zustände sich erweisen, so sind sie doch schon an sich wichtige Mittel für die wissenschaftliche Begründung der Anatomie. Fürs peripherische Nervensystem dagegen ist uns die ontogenetische Grundlage einer Erklärung des complicirten Verhaltens im ausgebildeten Organismus entzogen, wir kennen (abgesehen von dem Verhalten einiger Nervenstämme zu den Visceralbogen) von jenem Systeme keine embryologische Thatsache, die in jener Richtung verwerthbar wäre, denn es ist noch völlig ungewiss, ob die spätere Gestaltung den niederen Zuständen entsprechende Vorläufer besitzt, oder ob die histiologische Differenzirung der betreffenden Theile gleich mit dem definitiven Verhalten beginnt, indem die einfacheren Zustände übersprungen werden. Jedenfalls bietet die Ontogenie hier eine bedeutende Lücke, welche nur durch das Zurückgehen auf das definitive Verhalten des bezüglichen Organsystems bei niederen Wirbelthieren ausgefüllt werden kann. Daraus ergiebt sich die hohe Bedeutung dieser Richtung der vergleichenden Neurologie.«

Digitized by Google

Dass zu der Zeit, als GEGENBAUR diesen Aufsatz schrieb, die Ontogenie keine genügende Grundlage für die Beurtheilung des peripherischen Nervensystems bot, mag bereitwillig zugestanden werden. Es lag zum großen Theile in materiellen Schwierigkeiten der Materialbeschaffung und in Unvollkommenheiten der technischen Methodik, wenn derlei subtilere Untersuchungen nicht existirten. Ungewiss mochte es ja desshalb auch sein, ob die ontogenetische Beobachtung einfachere (richtiger gesagt: ursprünglichere, die damit noch nicht einfachere zu sein brauchen!) Zustände ans Licht bringen würde: um so dringlicher aber musste gerade die embryologische Forschung auf diese Probleme gerichtet werden; die temporär vorhandene Lücke, von der GEGENBAUR spricht, konnte aber nicht rechtfertigen, dass man ein für alle Mal auf die Mitwirkung der Ontogenie bei der Lösung der betreffenden Probleme verzichtete oder gar, wenn ihr schließlich doch erfolgendes Verdict gegen die auf vergleichend-anatomischer Basis ruhenden Anschauungen und Folgerungen erging, demselben mit der unbegründeten Behauptung, die Ontogenie überspringe die einfacheren Zustände, sei also cänogenetisch, den Zugang versagte.

Wie schon hervorgehoben ward, hat die Ontogenie, nachdem die materiellen und technischen Schwierigkeiten, die ihr entgegen standen, zum größten Theile aus dem Wege geräumt waren, rasch nachgeholt, was ihr damals fehlte, und schon BALFOUR konnte auf die wichtige Verschiedenheit der Lagerungsverhältnisse der dorsalen Kopfnerven zu den Somiten gegenüber den Spinalnerven hinweisen. Die Betrachtungen, welche er auf diese Verschiedenheit gründete, bewiesen sofort, wie wichtige und für das Verständnis des Verhaltens im ausgebildeten Zustande unentbehrliche Thatsachen die Ontogenie auf den ersten Anhieb lieferte — Thatsachen, deren volle Erkenntnis und Verwerthung freilich auch durch BALFOUR noch nicht gegeben wurde und nicht gegeben werden konnte, da sie noch zu unvollständig waren. Ein großer Schritt nach vorwärts ward durch FRORIEP's und BEARD's Entdeckung der Betheiligung des Ectoderms außerhalb der BALFOUR'schen Ganglienleiste an der Bildung der Kopfganglien gemacht — und nöthigte GEGENBAUR denn auch im Jahre 1887 dazu, die »völlige Homodynamie« der Kopf- und Spinalganglien fallen zu lassen. Schon oben machte ich darauf aufmerksam, dass nun eine völlige Revision der auf jene supponirte Homodynamie gegründeten Anschauungen hätte folgen müssen — sie erfolgte aber nur in partieller Weise, wie aus den



Digitized by Google

folgenden Worten GEGENBAUR's (1887 pag. 104) hervorgeht: »Mit dem Vagus schließen die primitiven Kopfnerven ab. Sie besitzen, so weit sie metamerer Bedeutung sind, in der Genese etwas Gemeinsames, dass ihre Wurzeln oberhalb der Somite verlaufen, sich mit ihren Ganglien vom Ectoderm sondern, während die hinteren Wurzeln der spinalen Nerven unterhalb der Somite verlaufen. Aus dieser Verschiedenheit entspringt ein triftiger Grund gegen die Vorstellung, dass der Kopf successive aus dem Rumpf hervorgegangen sei, die Kopfnerven aus Spinalnerven hervorgegangen wären. Ich halte jene ontogenetische Thatsache daher von großer Bedeutung. Sie misst auch beiderlei Nerven einen verschiedenen Werth zu, welchem gemäß ich meine Auffassung der Kopfnerven modificire. Diese Frage ist aber hier, wo es sich wesentlich um die Metamerie handelt, nicht weiter zu führen, zumal noch Manches für die Zusammensetzung jener Kopfnerven, namentlich bezüglich unterer (ventraler) Wurzeln unsicher ist.«

Aber gerade für die Fragen nach der Metamerie musste die genauere Kenntnis der Unterschiede der Kopf- und Spinalganglien von einflussreichster Bedeutung werden: GEGENBAUR bleibt somit in dem Vorurtheil stecken, zur Feststellung der Natur und Zahl der Metameren, speciell derjenigen, welche die Grenzbezirke von Kopf und Rumpf einnehmen, könne er der entscheidenden Mitarbeit der Ontogenie entrathen, während er doch genöthigt war, der Ontogenie zu Gefallen den Namen »untere Vaguswurzeln« aufzugeben und es zweifelhaft zu lassen, wie es eigentlich um diese vordersten ventralen Wurzeln stände. Die auf *Amphioxus* beruhende »Annahme möglicher Weise stattgehabter Reductionsvorgänge« und das blinde Vertrauen auf die Vergleichung, »welche die ontogenetische Forschung auf das richtige Maß ihres Werthes setzt«, beherrschten seine Vorstellungen so ausschließlich, dass die kritische Vorsicht verloren ging, und die Doctrin von der Reducirtheit der Kopfsomite und des Überwanderns der Rumpfsomite in die »frei gewordene« Localität zum Glaubensartikel heranwuchs, dessen Durcharbeitung und Verbreitung sich, neben einer Reihe anderer Forscher, FÜRBRINGER mit ganzer Kraft zur Aufgabe machte.

Die Ontogenie stand aber nicht still. Von KUPFFER sind bei *Ammocoetes* die bereits erwähnten Beobachtungen über die ursprünglichen Bildungsverhältnisse des Vagus und der anderen Kopfnerven gemacht worden: durch sie ward die Existenz von Kopfnerven erwiesen, die wie die Spinalnerven innerhalb der Somite verlaufen; sie verlangen

Digitized by Google

Berücksichtigung bei Beantwortung der Fragen nach der Natur der Kopfnerven und ihrem Verhältnis zu den Spinalnerven, wie zu den Occipitalmetameren, neben denen sie verlaufen und zu denen sie in Beziehungen treten. Die Darstellungen KUPFFER's (Stud. z. vergl. Entw.-Gesch. d. Kopfes d. Cranioten II 1894 pag. 63 ff. u. III 1895 pag. 47) sind bekannt: ich habe meinerseits noch keine Gelegenheit gehabt, die von ihm beschriebenen Verhältnisse aus eigener Anschauung kennen zu lernen, und folge dem Beispiele FÜRBRINGER's, der in einer Anmerkung auf pag. 682 seiner Monographie sich des Eingehens auf die besonderen Eigenthümlichkeiten der Kopf- und Spinalganglien des *Ammocoetes* enthält, wenn ich auch der Deutung, die FÜRBRINGER dort ausspricht, die »spinalen« Kopfnerven KUPFFER's seien »in der Hauptsache als sensible sympathische Nerven« zu betrachten, mich nicht anschließen kann. Dass dabei meine Reserve wahrscheinlich einen anderen Inhalt hat, als die FÜRBRINGER's, ist mehr als wahrscheinlich. Wie GEGENBAUR sich zu KUPFFER's Darstellung verhält, ist bereits oben erwähnt (vgl. pag. 228): wenn die Dinge sich so verhalten, wie KUPFFER es beschreibt, so handelt es sich ihm zufolge »entschieden um einen cänogenetischen Zustand«, denn anders kann er es nicht erklären, »wie ein Spinalnerv und ein Branchialnerv einer und derselben Örtlichkeit entspringen könnte«.

Zu den KUPFFER'schen Angaben über *Ammocoetes* gesellen sich nun, wie gesagt, die von mir bei *Torpedo* aufgefundenen Verhältnisse und verlangen eine Erklärung. Der Thatbestand ist kurz recapitulirt der folgende. Von dem hinteren Abschnitt der Vagusplatte gliedern sich bei einer Anzahl von Embryonen genau in derselben Weise, wie an den vordersten, dicht an die Vagusplatte anstoßenden Theilen der Rumpfganglienleiste, einige Zellklümpchen ab, lagern sich auf der medialen Seite der Myotome *u* und *t* und gehen, nachdem sie einige Faserverbindungen mit den zugehörigen ventralen Wurzeln wie mit den nachfolgenden Resten der Spinalganglien von *v* und *w* gebildet haben, wie die übrigen Occipitalganglien *v*, *w*, *x* zu Grunde.

Wer diese Klümpchen zum ersten Male sieht und mit der gleichfalls rudimentären Ganglienbildung der Somite *v*, *w* etc. vergleicht, wird keinen Augenblick im Zweifel sein, dass er es bei beiden mit ein und derselben Bildung zu thun hat — erst die Reflexion, dass es sich hier um Spinalganglienreste handle, welche direct von der Vagusplatte und nicht von einem Abschnitte der

Digitized by Google

hinter der Vagusplatte folgenden Ganglienleiste herstammen, wird ein gewisses Befremden hervorrufen. Zählt man die Spinalganglien von der hinteren Grenze der Vagusplatte bis zu demjenigen Ganglion, das neben dem vordersten Kopfnierensomit gelegen ist, so findet man, dass hier fünf Ganglien angelegt werden — so weit sie nämlich alle angelegt werden, mehrere von ihnen sind oft von Anfang an unterdrückt — die im Laufe der embryonalen Entwicklung aber alle zu Grunde gehen oder als vagirende Ganglienzellreste hier und da dem dorsalen, mitunter auch dem ventralen Ast der motorischen Wurzel sich anlagern, bis auch diese zu Grunde gehen. Es kann sich also bei den neben der Vagusplatte befindlichen Spinalganglienresten nicht um von hinten vorgerückte Bildungen handeln — sonst müsste angenommen werden, dass die Vornierenbildung um ein oder zwei Metameren weiter rückwärts angefangen habe, und eben so ein Rudimentärwerden der vordersten Spinalganglien erfolgt sei — eine Annahme, für die kein Schatten eines Grundes beizubringen wäre. Es bleibt also nichts übrig als anzuerkennen, dass von der Ganglienleiste, von der ja die Vagusplatte herstammt, auch auf dem Niveau der Somite *u* und *t* außer der eigentlichen Vagusplatte, die ja außen d. h. lateral von den Somiten gelegen ist, noch Spinalganglienreste gebildet werden, die eben so wie alle anderen Spinalganglien innen d. h. medial von den Myotomen gelagert sind.

Nun ist es leider nicht möglich, in diesen Ganglien etwa die von FÜRBRINGER fast schmerzlich vermissten[1] Spuren der früher vorhanden gewesen sein sollenden hinteren Kopfmetameren erblicken zu wollen — sie müssten ja dann außen von den Somiten, nicht innen liegen — zudem macht ihr Zusammenhang mit »unteren Wurzeln« so wie so ihre Homodynamie mit Kopfnerven nach den neu gewonnenen und auch von GEGENBAUR anerkannten Kriterien unmöglich. Also wohin mit ihnen? Überreste von alten Kopfmetameren können sie nicht darstellen, vorgerückten Rumpfmetameren können sie auch nicht angehört haben, für Neubildungen cänogenetischer Natur kann man sie um so weniger erklären, als sie schon in rudimentärem Zustande angelegt, überhaupt nur selten gefunden werden und noch seltener in beiden Antimeren zugleich vorkommen — also wird wohl nichts übrig bleiben, als wiederum ein aus der »Vergleichung« herstammendes Dogma bei Seite zu setzen und etwas eingehender die Frage zu erörtern, ob denn wirklich spinale

[1] Vgl. FÜRBRINGER's Monographie pag. 708 Anmerk. 1.

Digitized by Google

und branchiale Nerven nicht von derselben Örtlichkeit ihren Abgang nehmen können?

Durch Balfour ist die Ganglienleiste als wichtigstes Gebilde für den Ursprung aller peripherischen Ganglien des Wirbelthierkörpers nachgewiesen worden. Welche Discussionen auch über den Ursprung derselben geführt wurden, ob sie ein Product des Medullarrohrs sei oder als »Zwischenstrang« (His) dem der Medullarplatte zunächst liegenden Ectoderm entstamme, keine stellte in Abrede, dass die Ganglienleiste der gemeinsame Ursprungsort aller Kopf-, Spinal- und Sympathicusganglien sei. Erst die Arbeiten von Froriep und Beard erweiterten unsre Anschauungen sehr wesentlich, in so weit für die Kopfganglien eine neue Ursprungsquelle erkannt ward, ohne indess der Ganglienleiste ihren Antheil an ihrer Bildung zu bestreiten. Nur Goronowitsch sprach mit Entschiedenheit die Meinung aus, die Ganglienleiste habe keinen Antheil an der Bildung der Kopfganglien, dieselbe liefere vielmehr Mesenchymgewebe, das sich zum Stützgewebe für spätere Nervenfasern umgestalte, also mesodermale Bildungen producire (Morph. Jahrb. 20. Bd. pag. 212).

Bei meinen eigenen Forschungen über Ganglien- und Nervenbildung (17. Studie) hielt ich an der Betheiligung der Ganglienleiste an der Bildung der Kopfganglien und ihrer Nervenfasern fest, freilich ohne genau ermitteln zu können, welche Bezirke der Ganglien und der Nervenfasern aus Ganglienleistenmaterial, welche aus den von mir Nebenganglien genannten, ectodermalen Zuflüssen herstammten.

Auch Kupffer ließ dem von ihm Neural- oder Wurzelleiste genannten Gebilde seinen Antheil an der Bildung der Kopfganglien, ergänzte aber die bisherigen Auffassungen von der Bildung der dorsalen Kopfnerven durch die fundamental wichtige Thatsache der Bildung eines spinalen Theils von Fasern und Ganglienresten, worüber bereits oben gesprochen ward.

Neuerdings nun ist eine zweite Arbeit von Goronowitsch erschienen, welche noch radicaler, als seine frühere, den Antheil der Ganglienleiste an der Bildung der Kopfganglien und Nerven in Abrede stellt (Unters. üb. d. Cranialnerven b. *Salmo fario*. in: Nouv. Mém. Soc. Natural. Moscou Tome 16 1898).

Goronowitsch erkennt die ectodermale Abstammung der von ihm ectoblastogene genannten Ganglienleisten an, lässt sie aber in ihrem Kopftheile gar keinen Antheil an der Bildung der Ganglien nehmen und bezweifelt sogar, dass die Spinalganglien aus ihnen entstehen (l. c. pag. 43 ff.). Nach seiner Meinung lösen sich die

Digitized by Google

Leisten zu Mesenchym auf und bilden »ectoblastogenes Mesodermgewebe«. Wie in seiner ersten Arbeit die Embryonen des Hühnchens, so sind in der vorliegenden die der Forelle das Object der Untersuchung gewesen — und man kann wohl sagen, dass GORONOWITSCH durch sein Material vom Regen in die Traufe gerathen ist — sonst könnte er nicht zu diesen Ergebnissen gelangt sein.

In der Frage nach der Entstehung der Kopfganglien steht GORONOWITSCH im Extrem auf dem von FRORIEP, BEARD, KUPFFER und mir selbst in dieser Arbeit eingenommenen Standpunkt, in so fern er die Ganglien ausschließlich vom lateralen Ectoderm abstammen lässt. Aber, da er die von den Ganglien ausgehenden Nervenbahnen aus Mesodermgewebe herleitet, so geht daraus schon hervor, dass noch andere Zellelemente an ihrem Aufbau betheiligt sind. Dass dieselben aber sicherlich keine mesodermalen sondern ectodermale Elemente sind, welche zum Theil aus der »zu Mesenchym aufgelösten« Ganglienleiste, zum Theil aus dem lateralen Ectoderm herstammen, bei der Forelle aber von den eigentlichen Mesodermzellen schwer zu unterscheiden sind, geht aus den viel klareren und deutlicheren Befunden an Selachierembryonen hervor.

Dass aus der Ganglienleiste auch für die Kopfnerven Material hergegeben wird, darf also mit voller Sicherheit festgehalten werden; und so ist die Ganglienleiste ein Gebilde, aus dem dorsale Nerven für den Kopf sowohl wie für den Rumpf und Schwanz hervorgehen.

Dennoch bleibt die Entstehung der Vagusganglien und eines großen, wahrscheinlich des größten Theils ihrer sensiblen Nervenfasern aus den von KUPFFER Placoden genannten Ectodermwucherungen ein beobachtbares Factum und nöthigt dazu, nicht nur ihre »völlige« Homodynamie mit Spinalganglien im Anschluss an und in Übereinstimmung mit GEGENBAUR aufzugeben, sondern über GEGENBAUR hinaus von jeder Homodynamie derselben mit den Spinalganglien abzusehen. Waren schon die von KUPFFER bei *Ammocoetes* beobachteten »spinalen« Elemente der Kopfnerven ein Hinweis auf den Weg, auf welchem die richtige Interpretation zu geschehen habe, so sind die von mir bei den Embryonen von *Torpedo ocellata* aufgefundenen, unverkennbaren Reste von »Kopfspinalganglien« der Ausschlag gebende Beweis, dass einstmals bei den Wirbelthiervorfahren auch in der Kopfregion Derivate der Ganglienleiste bestanden haben, welche den Spinalganglien völlig homodynam waren und mit den im Kopfbezirk vorhandenen

Digitized by Google

ventralen Wurzeln die nervöse Organisation des Rumpfes vollständig recapitulirten.

Wie, wodurch und wesshalb die Spinalganglien des Kopfbezirkes aber zu Grunde gingen, so dass sie kaum irgend welche Spuren zurückließen, aus denen man auf ihr früheres Vorhandensein von Anfang an hätte schließen dürfen, das wird vielleicht erkennbar werden, wenn im Anschluss an die nun auf fruchtbare Wege geleitete Erforschung und unter Vermeidung der irreführenden bisherigen Deutungen die complicirten Verhältnisse sowohl des peripherischen als auch des centralen Nervensystems in morphologischer wie auch histogenetischer Richtung besser gekannt sein werden.

Man könnte ja sagen, sie seien zu Grunde gegangen, weil sie durch die aus den Placoden stammenden Ganglien ersetzt werden — aber eine solche »Erklärung« ermangelt aller wirklicher Elemente einer Erklärung. Denn, alle Achtung vor des verstorbenen KLEINENBERG logischer Klarheit und dialectischer Schärfe — das »Princip der Substitution von Organen« kann uns nicht von der Aufgabe entbinden, diese Substitution als Schritt vor Schritt geschehend zu denken — wenn immer auch die Spuren dieser Schritte völlig unterdrückt sein sollten, noch völliger als die einstmals bei den Wirbelthieren als vorhanden anzunehmenden Spinalganglien des Kopfes. Und wenn eine solche schrittweise geschehende Umänderung angenommen werden muss, so wird sie sich schwerlich anders vollzogen haben, als auf demselben Wege des organischen »Gestaltens und Umgestaltens«, für den ich vor 25 Jahren sowohl Namen wie Formel festzulegen versuchte in dem »Princip des Functionswechsels«. Eine »Substitution« von Organen lässt sich nicht anders auffassen, als dass dieselbe Function, welche heute von einem bestimmten Organ vollzogen wird, tale quale morgen von einem anderen übernommen wird — und das ist undenkbar. So ähnlich sich auch die Functionen sein mögen, welche von diesen beiden verschiedenen Organen ausgeübt werden, gleich sind sie schon darum nicht, weil die sie ausführenden Organe doch nicht identische Localitäten einnehmen könnten. Eine Aufeinanderfolge in Zeit und Ort muss dabei angenommen werden als phylogenetische conditio sine qua non, und damit treten eben functionelle Verschiebungen und Aufeinanderfolgen ein, die — ob rasch, ob langsam — doch immer unter das Princip des Functionswechsels fallen, wenn auch das Endresultat des Processes das völlige Zugrundegehen des einen Organs sein sollte, dessen Functionen langsam oder rasch auf das andere übergehen.

Digitized by Google

Wenn ich diese kurze Auseinandersetzung hier einflechte, so geschieht es nicht bloß, weil mir die von BEARD in seinem Aufsatz »History of a transient nervous apparatus etc.« (Z. Jahrb. Abth. Morph. 9. Bd. pag. 403) niedergelegten Auffassungen eine solche Erwägung nahe legen, sondern weil ich damit gleich Bezug nehmen wollte auf die jetzt angenommene Ausdrucksweise der vergleichenden Anatomie bezüglich der Homodynamie der Kopf- und Spinalganglien — eine Ausdrucksweise, die, wenn auch unausgesprochener Maßen, doch durchaus an die Vorstellungsweise sich anlehnt, welche unter dem Princip der »Substitution von Organen« zu verstehen ist. Denn wenn GEGENBAUR (1887) nach den Aufschlüssen über die Entstehungsweise der Kopfganglien durch FRORIEP und BEARD zwar nicht mehr an eine völlige Homodynamie der Kopf- und Spinalganglien glaubt, FÜRBRINGER (l. c. pag. 667) von den Kopfganglien meint, »sie könnten — ganz allgemein — den Spinalganglien verglichen werden, besäßen aber denselben gegenüber eine größere Complication (die beiden Reihen der Hauptganglien und epibranchialen Ganglien) und intimere genetische Beziehungen zur ectodermalen Oberhaut«, GEGENBAUR aber schließlich sagt (Vgl. Anat. d. Wirbelthiere 1. Bd. pag. 793 u. 794): »Wenn sich aus der Vergleichung der Acranier mit den Cranioten ein Grund ergiebt, die Nerven der Kopfregion als homodynam mit Spinalnerven zu beurtheilen, so entsteht dagegen eine Einschränkung dieser Homodynamie durch die Ontogenese. Diese lehrt für beiderlei Nerven eine differente Entstehung kennen und andere Lagebeziehungen. Die Nervenanlagen erstrecken sich in der Kopfregion auch außen vom Mesoderm, während jene am Rumpfe medial von demselben ziehen« — und nachher die auf pag. 228 bereits citirten Worte dem kurz recapitulirten Befunde KUPFFER's nachschickt — wenn also diese Aussprüche — und eine Menge andere ähnliche — es rechtfertigen, von der »Vergleichung« mit Faust zu sagen »bei ihr geräth man stets ins Ungewisse« — so muss eben die Ontogenie den entgegengesetzten Weg einschlagen und, gestützt auf die Unterschiede der Herkunft und Lagerung, die Homodynamie beider Ganglienkategorien geradezu leugnen und die aus der Vergleichung mit *Amphioxus* hergenommenen Gründe als irreführend zurückweisen — wobei denn freilich wieder ein weiterer Edelstein aus der schon sehr beschädigten Vorfahrenkrone des edlen Acraniers verloren gehen dürfte.

Sind aber die Kopf- und Spinalganglien durch Ursprung und Lagerung als nicht homodynam nachgewiesen, so fällt damit auch

Digitized by Google

jeder Grund weg, wesshalb beide Arten von Ganglien nicht in demselben Metamere vorkommen, wesshalb ihre Wurzeln — scil. ihre centripetalen Fasern — nicht an derselben Örtlichkeit in das Centralnervensystem einmünden sollten. Finden sich also an der Vagusplatte von *Torpedo ocellata* die Rudimente von Spinalganglien, welche sich den Myotomen *u*, *t* und *s* anlagern, so beweist das nicht im geringsten, dass die in derselben Querebene sich findenden Placoden, aus denen die hinteren Vagusganglien hervorgehen, zu anderen Metameren gerechnet werden müssten, als eben zu den Metameren *u*, *t* und *s*; und finden sich ferner ventrale Spinalnervenwurzeln, die zu *u* und *t* sich begeben, so sind sie zwar eben untere Spinalnervenwurzeln und Occipitalnerven, aber zugleich auch untere Vaguswurzeln im vollsten Sinne des Wortes, in so fern sie demselben primitiven Metamere angehören, welchem das rudimentäre Spinalganglion und das ausgebildete, aus der Placode hervorgegangene Vagusganglion angehören.

Offenbar bilden die eigentlichen Kopfganglien eine von Hause aus andere Kategorie nervöser Bildungen, als die Spinalganglien, hatten bei den Vorfahren der Selachier — und damit eben aller Wirbelthiere — andere Functionen zu erfüllen, als die aus der Ganglienleiste hervorgegangenen Spinalganglien. Hierauf ist schon von verschiedenen Seiten aufmerksam gemacht worden, und jeder consequente Schritt nach vorwärts, den die vergleichende Ontogenie macht, bestätigt die Annahme, dass es sich bei den Kopfganglien mit ihren Schleimcanalnerven und dem ganzen System der Seitenlinie um ein primitives, dem System der Spinalganglien resp. der Ganglienleiste coordinirtes receptorisches Nervensystem handelt. Wie man sich den Ursprung und die ursprünglichsten Functionen dieses lateralen Nervensystems zu denken hat, ist freilich eine andere Frage, deren erfolgreiche Beantwortung nicht eher unternommen werden dürfte, als bis unsere Gesammtauffassung von den Vorfahren der Wirbelthiere bestimmtere Gestalt angenommen, und *Amphioxus* seine hypnotisirende Kraft völlig verloren haben wird. Und das kann noch geraume Zeit dauern.

Ich muss es mir versagen, schon an dieser Stelle einige weitertragende, auf das laterale Nervensystem bezügliche Betrachtungen auszusprechen, weil ich vorher erst die auf den Vorderkopf bezüglichen ontogenetischen Befunde meiner in den letzten Jahren angestellten Untersuchungen darlegen möchte. Das aber möchte ich

Digitized by Google

hier schon andeuten — und auch darin stimme ich mit anderen Forschern, wie KUPFFER, MINOT etc. überein — dass der N. lateralis die zur Commissur gewordene Vereinigung kleiner metamerisch angelegter, receptorischer Centra zu sein scheint, welche, nach Art der Kopfplacoden, gesonderten ectodermalen Ursprungs waren und höchst wahrscheinlich, wie jetzt die Kopfganglien, einstmals centripetale Fasern, sei es direct oder sei es durch Vermittelung der Spinalganglien und der Ganglienleiste, in die Medullarplatten, das eigentliche motorische Centrum des Körpers, gelangen ließen. Warum die meisten dieser Fasern aufgehört haben zu functioniren und zu existiren[1], wird sich erst beurtheilen lassen, wenn wir in der phylogenetischen Erkenntnis so weit vorgerückt sein werden, dass wir auch den eigentlichen Rumpf — also den Abschnitt zwischen Kiemen und After — als ein gründlich verändertes Stück des Vorfahrenkörpers anzusehen und an ihm die eingreifendsten Umgestaltungen sui generis vorauszusetzen gelernt haben werden.

Wie weit diese Auffassung aber von den bisherigen durch GEGENBAUR und FÜRBRINGER vertretenen Anschauungen der vergleichenden Anatomie abweicht, lässt sich ermessen, wenn man bei FÜRBRINGER (l. c. pag. 554) liest: »— was von paläo-cranialen cerebralen Nerven versorgt wird, gehört zum Kopfgebiete, was von ursprünglich spinalen Nerven innervirt wird, ist vom Rumpfgebiete herkömmlich, mögen beide Gebiete auch noch so sehr in einander greifen und zu einander verschoben sein. So sind beispielsweise einerseits die von den Rr. laterales nervi trigemini und vagi versorgten Hautstrecken, die von den Rr. intestinales und vagi versorgten Eingeweidetheile und der vom N. accessorius beherrschte Abschnitt des M. trapezius morphologisch von dem primordialen Kopfgebiete abzuleiten, wie weit herab in das Rumpf- und selbst Schwanzgebiet sie sich auch topographisch erstrecken mögen.« Dieser Anschauung zufolge handelt es sich also bei dem N. lateralis nur um einen Kopfnerv, der nachträglich in langsamem Fortschreiten über den Rumpf bis an das Schwanzende vorgedrungen ist, nicht aber um autochthone Ectodermproductionen jedes einzelnen Metamers,

[1] Denn die Behauptung JULIN's von durch ihn nachgewiesenen Verbindungen der dorsalen wie ventralen Spinalnerven mit dem Lateralis habe ich längst widerlegt und verstehe nicht, wie GEGENBAUR (Vergl. Anat. d. Wirbelthiere 1. Bd. pag. 818, 819) dieselbe wieder aufnehmen und mit allerhand nicht zutreffenden Betrachtungen versehen konnte, zumal da auch FÜRBRINGER für die Unzusammengehörigkeit beider Fasersysteme eintritt (l. c. pag. 599).

Digitized by Google

die secundär erst in gegenseitige commissurale Verbindungen getreten und schließlich zu einer einzigen, von den vorausgesetzten vielen übrig gebliebenen Faserverbindung mit dem Gehirn reducirt sind, durch welche auch auf diesem Nervengebiet der Concentrationsprocess des ganzen Nervensystems dargestellt ward. In noch unklarerer Form scheinen denen FÜRBRINGER's ähnliche Anschauungen bei GEGENBAUR zu bestehen — falls ich die nachfolgende, unausgeglichene Widersprüche enthaltende Stelle in der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere (1. Bd. pag. 856 u. 857) richtig deute. Es heißt dort von den Hautsinnesorganen: »Das bereits für die Beziehungen dieser Organe zu Nerven für Cyclostomen Bemerkte hat auch für die Gnathostomen seine Geltung, und es ist speciell der N. facialis als der jene Organe wenn nicht producirende so doch tragende Nerv erkannt. Nächst diesem der N. vagus. Wie der erstere den Kopf beherrscht und seine Verzweigungen jenen des Trigeminus zutheilt, um damit sein Gebiet zu erweitern [?], so hat der Vagus durch den N. lateralis ein bedeutendes Territorium an der Rumpfoberfläche und es wird begreiflich, welche Ausdehnung die Vertheilung jener Organe damit erlangen kann. Der N. lateralis vagi steht aber mittels des R. retrocurrens facialis mit dem letztgenannten in Verbindung, wie auch dabei eine ähnliche Verbindung des Facialis mit dem Glossopharyngeus vorkommen kann und dann im Gebiete von dessen Ästen wiederum jene Organe sich vorfinden. Die Betheiligung des Facialis an der Verbreitung der in Rede stehenden Sinnesorgane geht aus dem genannten Verhalten hervor. — Die Verbindungen des Facialis, vor Allem mittels des Ramus retrocurrens mit dem Vagus, erscheint als der Weg, auf welchem vom Facialis die Sinnesorgane erzeugende Eigenschaft auf den Vagus überging. Die Eigenthümlichkeit der jenen Organen zukommenden Nerven kommt auch im histologischen Verhalten zur Geltung (PINCUS), so dass eine successive Ausbreitung des Facialis in dem gesammten, jene Organe producirenden Gebiete anzunehmen sein dürfte.«

Wie grundverschieden, auch in phylogenetischer Richtung, diese Auffassungsweise von der hier vertretenen, auf Grund ontogenetischer Daten gewonnenen Anschauung ist, braucht nicht hervorgehoben zu werden. Was man sich unter der »Sinnesorgane erzeugenden Eigenschaft« des Facialis vorstellen soll, verstehe ich nicht, noch weniger, wie dieselbe auf andere Nervengebiete, Trigeminus und Vagus »übergehen« soll. Da auch das Gehörorgan — wie ich auch meinerseits

Digitized by Google

überzeugt bin — auf die Ursprungsstufe solcher Hautsinnesorgane reducirbar ist, so wird der Facialis als »ein Ausgangspunkt vieler sensorischer Organe« angesehen — eine Vorstellungsweise, für die ich schlechterdings kein Verständnis habe. Nun heißt es freilich gleich darauf (pag. 857): »Die Betrachtung dieser mannigfaltigen Organe von einem Punkte aus darf nicht außer Acht lassen, dass nicht sowohl nur eine Ausbreitung des Facialis die Einrichtungen schuf, als auch das Ectoderm, aus dem sie bestehen; denn, wie schon oben bemerkt, der Nerv des Organs kommt erst nach des letzteren Bildung zum Vorschein und zeigt dann seinen Zusammenhang mit dem Facialis. Mit der phyletischen Entfaltung des Körpers ist somit der Beginn der Differenzirung an der Peripherie wie central gleichzeitig sich vorzustellen [?], wobei mit der Entfernung des Organs die Verbindung mit dem Centrum als Nerv sich ausspann. Die Organe sind also nicht etwa Sprossungsproducte der Nerven, oder solche die zuerst ohne Nerven gewesen wären, sondern beiderlei Gebilde sind als zusammen entstandene aufzufassen«. Wie sich diese beiden Erklärungen mit einander versöhnen lassen, ist mir nicht klar geworden: entweder entstehen die Sinnesorgane autochthon im Ectoderm und können sich unter einander und mit jedwedem Nerven in der Nähe verbinden, ohne auf den »sie erzeugenden« Facialis zu warten — oder nur der Facialis ist der ursprüngliche Träger derselben, und dann müsste der Nachweis zu führen sein, dass die früher sogenannten Rami dorsales der sämmtlichen Vagus-, Trigeminus- und Glossopharyngeusganglien nicht diesen Ganglien sondern dem Facialis entstammten, was nicht nur ontogenetische Schwierigkeiten haben, sondern auch für die Homodynamie der Kopfganglien unter sich bedrohlich erscheinen könnte.

Diese ganze, dem Facialis zugedachte Sonderstellung einer peripherischen Ausbreitung über die gesammte Körperoberfläche ist aber ein Unding: nach ontogenetischem Zeugnis handelt es sich wahrscheinlich um ein von Hause aus selbständiges, metamerisch wiederholtes, receptorisches Nervensystem, welches zunächst in Verbindung mit den übrigen Nervenelementen des eigenen Metamers und durch Commissurbildung mit den Nachbarn der Reihe in Verbindung trat, bis diese beiderlei Verbindungen sich, nach Art aller ähnlichen nervösen Verbindungen, mehr und mehr concentrirten und localisirten. Um so weniger kann aber, wenn diese Anschauung richtig ist, von ursprünglicher Zugehörigkeit des N. lateralis zum Kopfbezirk oder

Digitized by Google

von Ausbreitung des Facialis über die gesammte Körperoberfläche gesprochen werden.

Aber den Kopfganglien entstammen auch noch andere Nervenfasern, als nur solche, die zu den specifischen Hautsinnesorganen der Schleimcanäle und der Seitenlinie gehören. Die gesammte sensible Sphäre der Kiemenspalten wird von ihnen verwaltet, und durch den R. intestinalis werden noch andere Organe, als die Kiemenregion von den Kopfganglien aus innervirt. Darüber an dieser Stelle Erörterungen einzuleiten, geht aber über die Aufgabe der vorliegenden Arbeit hinaus und kann wiederum erst unternommen werden, wenn die Verhältnisse des Vorderkopfes und seiner Nerven besser aufgeklärt sein werden.

Die Ganglienleiste scheint eben von Anfang an, eben so wie die Lateral- und Branchialplacoden (falls dieselben als ursprünglich getrennte Bildungen angesehen werden müssen) ein localisirtes Centrum von zunächst sensiblen Nerven gebildet zu haben, welches schon als existent angenommen werden muss, als die Vorfahren der Wirbelthiere noch nicht ein Medullarrohr, sondern offene Medullarplatten besaßen, deren Ränder statt, wie jetzt, zusammenzustoßen, vielmehr möglichst weit aus einander lagen. Zwischen den Lateral- und Branchialplacoden einerseits und den Medullarplatten andererseits lag also als Mittelglied das System der Spinalganglien und trat mit den, gleichen Metameren angehörenden Lateralganglien in Faserverbindung. Es hat desshalb nicht nur nichts Auffallendes, sondern bildet ein durchaus normales und essentiell primitives Verhalten, wenn Fasern der Vagusganglien, außerhalb der Myotome, d. h. lateral und dorsal verlaufend, an derselben Stelle in das Medullarrohr einmünden, an welcher auch innerhalb derselben Myotome, d. h. medial und ventral, Fasern von Spinalganglien einmünden. Wenn das gleichzeitige Vorkommen beider Ganglienarten am Kopfe aber nur noch bei einigen Embryonen sich findet[1], so ist das Zugrundegehen der Spinalganglien des Kopfes eben das »Secundäre«, »Abgeleitete«, und jede Andeutung, welche die Ontogenie von den Spuren solcher Kopfspinalganglien oder ihrer Nerven noch liefert, ist eine Recapitulation archaistischer und palingenetischer, kurz das bestimmteste Gegentheil von »cänogenetischen Zuständen«. Wenn wir also bei *Ammocoetes* nach KUPFFER und bei *Torpedo ocellata* nach

[1] Über die einschlägigen Verhältnisse des Vorderkopfs wird später berichtet werden.

Digitized by Google

meinen Beobachtungen die Reste dieser Spinalganglien und dorsaler Spinalnerven finden, so sind das äußerst werthvolle Befunde, welche uns den Weg erhellen, den wir für die Ergründung der phylogenetischen Geschichte des Nervensystems einzuschlagen haben.

Schwieriger sind die Seitenhornfasern in ihrer Lagerung und in ihrem Verlauf zu verstehen. Denn wenn wir auch annehmen — und dazu haben wir wohl jedes Recht —, dass sie bereits vorhanden waren, als das Medullarrohr noch kein Rohr sondern eine offene Platte bildete, deren Ränder weit aus einander lagen, dass somit die Seitenhornfasern von eben diesen Seitentheilen der Medullarplatten austraten, so müssen wir doch immer zureichende Gründe für ihren so weit entfernten Endpunkt ausfindig machen, der auch schon zu jener phylogenetisch so weit zurückliegenden Urzeit bestanden haben muss. Und wenn wir die Beziehungen der Seitenhornfasern zu den Ganglienleistenzellen erwägen, die — je nach der Auffassungsweise des Entstehens jener Fasern — entweder Material zu ihrem Wachsthum hergeben oder den Leitweg bei ihrem Auswachsen bilden, und bedenken, dass diese Richtung durchaus lateral zu Derivaten des Ectoderms führt, ehe sie an die Muskulatur der Seitenplatten gelangt, so müssen wir entweder annehmen, dass früher ein anderer, directerer Weg eingeschlagen ward — und dann muss sein Verlassen erklärt werden — oder dass die Muskulatur der Seitenplatten früher eine dorsalere Lagerung besaß als jetzt, vielleicht auch dorsaler gelegenere Abschnitte aufwies, welche nicht mehr vorhanden sind und nicht mehr recapitulirt werden. Beide Annahmen haben ihr sehr Missliches, wie ich bereitwillig zugestehe. Aber da die morphologische Natur und phylogenetische Vergangenheit der Kiemenmuskeln sich nicht an ihnen selbst erklären und berechnen lässt, vielmehr nur im Zusammenhang mit dem gesammten Muskelsystem und mit den Erörterungen über die Gesammtabstammung der Vertebraten, so nehme ich an dieser Stelle Umgang von partieller Besprechung und begnüge mich damit, im Hinblick auf die obigen Feststellungen über das primitive Vorhandensein richtiger Spinalnerven für die Metameren des Kopfes, den FÜRBRINGER'schen Versicherungen von der unzweifelhaften Cänogenie des Zusammentreffens motorischer Branchialnerven mit ventralen Spinalnerven für Abschnitte desselben Mesomers jede Geltung abzusprechen und damit das letzte Argument zu beseitigen, welches für eine völlige Unterdrückung vorausgesetzter hinterer Kopfsomite

Digitized by Google

und das an ihre Stelle geschehene Vorrücken vorderster Rumpfsomite geltend gemacht wurde.

Auch einigen meiner eigenen früheren Aufstellungen und Hypothesen wird durch den Nachweis der Reste einstmals vorhanden gewesener Spinalganglien und dorsaler Spinalnerven des Kopfes die Berechtigung genommen. In der 15. Studie erblickte auch ich in den Kopfganglien noch eine Verbindung echter Spinalganglien mit den hinzugetretenen Producten des Ectoderms, sah aber in denselben Verschmelzungen und Zusammenziehungen, welche der ursprünglichen, durch die Urwirbelbildung auch des Vorderkopfes dargestellten Metamerie gegenüber eben nicht als ursprünglich angesehen werden durften. Auch das System der Seitenhornfasern prüfte ich auf diese Gesichtspunkte und kam zu der Auffassung, dass möglicherweise ventrale Spinalnerven und motorische Seitenhornnerven ein und dasselbe seien. Eine solche Hypothese, erklärte ich damals (l. c. pag. 356), sei auch so lange unmöglich gewesen, als die Construction der Metameren auf Grund der VAN WIJHE'schen Anschauung geschah, der zufolge zu demselben Metamer je ein sensibel-motorischer Dorsalnerv und ein motorischer Ventralnerv gehören sollten. Nachdem aber nun eine viel klarere Auffassung der Metamerie, zunächst des Hinterkopfes, gewonnen, das ursprüngliche Vorhandensein von Spinalganglien für jedes Metamer mehr als wahrscheinlich gemacht und die Natur der aus Placoden hervorgegangenen Kopfganglien festgestellt worden ist, hat die Hypothese von einer Identität oder Homodynamie der motorischen Seitenhornfasern mit den ventralen Spinalnerven keine Berechtigung mehr. Durch den embryologischen Nachweis des Vorhandenseins von Resten ventraler Spinalnerven für die Somite *u*, *t* und *s* wird auch das von mir damals angenommene Alterniren von ventralen Spinalnerven mit motorischen Seitenhornnerven widerlegt: ein solches Alterniren findet in der That nicht statt — die darauf gegründete Vermuthung von der Homodynamie beider Arten motorischer Fasern verliert ihre Berechtigung.

Meine damaligen Anschauungen über die Beziehungen der Hypoglossuswurzeln und der vor ihnen vorhandenen, nun obsolet gewordenen Myotommuskeln beruhten noch nicht auf umfassendem Studium der Occipitalregion besonders von *Torpedo*, und ließen mich aussprechen: »so weit meine Forschungen gegangen sind, giebt es nur ein Myotom vor der ersten motorischen Hypoglossuswurzel« (so nannte ich damals alle ventralen Occipitalnerven) »welches keine



Digitized by Google

separate motorische Wurzel empfängt: von diesem aus nach vorn, bis zum Beginn des M. rectus externus fehlen alle Myotommuskeln. Mit dem Endorgane fehlen natürlich auch die Nerven, welche es innervirten: und so liefert die ganze Strecke des Medullarrohres zwischen der vordersten Wurzel des Hypoglossus und der hintersten des Abducens keine Vorderhornnerven. Es ist nun schwer zu sagen, wie viele Myotome, wie viele Nerven eingegangen sind: denn da die Kiemensäcke nach und nach entstehen, und eine Verschiebung der verschiedenen Organsysteme (Medullarrohr, Darmrohr, Mesodermrohr, Ectodermrohr) gegen einander stattfindet, so ist es schwierig festzustellen, welches Myotom, welches Branchiomer, welches Neuromer von Hause aus auf einander gepasst haben. Es wird sich also kaum mit voller Sicherheit ermitteln lassen, ob die zur Bildung des M. rectus externus verwendeten Myotome nicht auch Material aus den hinter der Ohrblase befindlichen Metameren an sich gezogen haben, es wird auch nicht festzustellen sein, ob der M. subspinalis, welcher die vordersten Hypoglossusmyotome repräsentirt, nicht auch seinerseits Material der hintersten Vagusmyotome in sich schließt: arithmetisch sicher wird die bezügliche Rechnung wohl nie ausfallen.«

Diese Auseinandersetzung ist von BRAUS (l. c. pag. 457), wie es scheint, dahin aufgefasst worden, als schlösse ich mich der Auffassung »vom Ausfallen« von Urwirbeln in dem Sinne an, wie sie von GEGENBAUR und FÜRBRINGER angenommen worden ist. Das ist aber nicht der Fall gewesen, vielmehr bezieht sich mein Ausdruck vom Eingehen von Myotomen und Nerven eben nur auf die factisch bei dem von mir damals beschriebenen Embryo von *T. marmorata* angelegten, durch ihre späteren Veränderungen und Reductionen gekennzeichneten Somite zwischen Hypoglossus und Abducenswurzeln, wie besonders aus den Erörterungen hervorgeht, welche ich auf pag. 337 ff. gegeben habe. Und wenn BRAUS meine Angaben citirt und dabei sagt: »DOHRN verzichtet dagegen ganz darauf, die vordere Grenze derjenigen Somite anzugeben, welche nach ihm den M. subspinalis bilden und welche sich daran als ursprüngliche Rumpfmyotome erkennen lassen, da, wie er glaubt, zwischen dem letzten paläocranialen, bei Selachiern noch Muskulatur producirenden Somite (dritten Kopfsomit VAN WIJHE's, Abducens) und dem vordersten »Hypoglossusmyotom eine Reihe von Urwirbeln ausgefallen sei« etc., so muss ich darauf aufmerksam machen, dass die gesperrt gedruckten Worte nicht von

Digitized by Google

mir herrühren, sondern von Braus. Ich habe weder von ursprünglichen Rumpfmyotomen, noch von paläocranialen Somiten gesprochen — aus dem einfachen Grunde, weil ich diese Scheidung nie anerkannt habe — wie Jeder begreifen wird, der meinen Anschauungen auch nur oberflächlich gefolgt ist.

Dass ich aber unsicher ließ, wie viel Vagusmyotome der M. supspinalis an sich gezogen, und ob der Rectus externus nicht auch hinter der Ohrblase gelegene Metameren in sich aufgenommen habe, zeigt besonders deutlich, für wie gleichartig ich beide Körperregionen gehalten habe — und wenn sich jetzt bei *Heptanchus*-Embryonen herausgestellt hat, dass der Nervus abducens zugleich den Rectus externus und durch seinen rücklaufenden Ast den M. subspinalis innervirt, so wird dadurch schlagend erwiesen, wie werthlos die Unterscheidung paläocranialer und neocranialer Elemente gewesen, und dass es sich offenbar bei dem Abducens um einen Sammelnerv handelt, welcher die Reste aller zwischen den noch übrig gebliebenen ventralen Spinalnerven des Occipitalbezirkes und den bis zu den Wurzeln des Oculomotorius früher vorhanden gewesenen ventralen Spinalnerven des Kopfbezirks in sich verkörpert. Man kann sich vorstellen, dass früher all die zwischen *t* oder *s* und den in der Mandibularhöhle enthaltenen und jetzt dem Rectus externus angeschlossenen Somite von selbständigen ventralen Wurzeln versorgt wurden, dass aber nach und nach Collectoren sich ausbildeten, welche die einzelnen Wurzeln außer Kurs setzten. Als einen solchen Collector habe ich mir früher immer den Abducens vorgestellt und habe ihn schon in der 15. Studie als polymeren Nerven bezeichnet, im Gegensatz zu Gegenbaur, der ihn noch 1887 als einen zweifellos einfachen Nerven auffasste. Dass aber durch die bei *Heptanchus* gefundene Innervation der vordersten Abschnitte des M. subspinalis auch noch die hinter der Ohrblase früher vorhanden gewesenen Metameren in dem Abducens einen Collector hinterlassen haben, ist auch mir überraschend gewesen, dient aber in eben so erfreulicher Weise wie die bei Embryonen von *T. ocellata* aufgefundenen Reste der Vagusspinalganglien dazu, die verschiedenen Kopfnerven in Einklang mit dem ursprünglich auch am Kopfe vorhanden gewesenen Spinalnervensystem zu bringen. Und damit erledigen sich denn eine Menge von Controversen und Unklarheiten über den Abducens selbst und das ganze, überaus complicirte Gebiet, dem er angehört. Im nächsten Abschnitt dieser Untersuchungen werde ich auf den Abducens zurückgreifen, wenn es sich darum handeln wird,



Digitized by Google

das vielleicht schwierigste morphogenetische Problem des ganzen Kopfes, das Augengebiet, zu analysiren und auf seine phylogenetische Vergangenheit von Neuem zu untersuchen.

Ich schließe hiermit die Erörterungen allgemeinerer Art, zu welchen mich die Resultate der in der 18. und 19. Studie dargelegten Beobachtungen geführt hatten, aber nicht ohne noch einmal ein Gebiet zu berühren, auf welches ich schon oben, pag. 6, hingewiesen habe.

Die ontogenetischen Befunde, auf welche die eingreifendsten Schlüsse dieser Arbeit gegründet wurden, sind der Mehrzahl nach an Embryonen der beiden *Torpedo*-Arten gewonnen worden — und ich habe schon mehrfach angedeutet, dass auch für die Verhältnisse des Vorderkopfes wiederum *Torpedo* die merkwürdigsten neuen Aufschlüsse bietet, somit geradezu als ein Archiv erscheint, in dem die seltensten, auf Urzustände deutenden Documente enthalten sind. Und doch gelten weit und breit, vor dem Richterstuhl der vergleichenden Anatomie, *Torpedo* und die ganze Gruppe der Rochen als eine »abgeleitete«, »vielfach veränderte«, »vom Ursprünglichen am weitesten entfernte« Gruppe der Selachier! Bei Häuptern und Jüngern der auf vergleichend anatomischer Grundlage bauenden Morphologie kann man diese Versicherung, in allen Tonarten variirt, wiederfinden — und zumal seit der von mir publicirten 15. Studie, welche, auf Befunde an *Torpedo*-Embryonen gestützt, neue Grundlagen für die Beurtheilung der großen morphologischen Probleme gewonnen zu haben prätendirte, ist dieser Zweifel an der Bedeutung der an *Torpedo* gemachten Beobachtungen ganz besonders häufig und lebhaft geäußert worden[1]. Worauf gründet sich dieser Zweifel, dieser Unglaube? Hat er irgend welche auf objectiven Thatsachen ruhende Basis? Oder gehört er einer in die moderne Epoche morphologischer Forschung stillschweigend und kritiklos übernommenen Tradition an? Oder ist er ein Beispiel jener häufig zu constatirenden, auf subjectiven Elementen beruhenden Vorgänge, bei denen die ausgesprochenen Behauptungen einer anerkannten Autorität die Selbständigkeit des Urtheils von Schülern und jüngeren Forschern einengen und lähmen? Vielleicht sind all diese Elemente zu gleichen Theilen an dem Resultat betheiligt, das jedenfalls den Nachtheil

[1] Vgl. FÜRBRINGER l. c. pag. 447 »— nur eine totale Verkennung der wirklich bestehenden Verhältnisse kann in den Irrthum verfallen, die Rochen als die primitiveren, die Haie als die höher stehenden Vertreter der Selachier hinzustellen«.

Digitized by Google

gehabt hat, die ontogenetische Untersuchung einer der zugänglichsten Selachiergattungen nicht hinreichend zu würdigen.

Fragt man sich, worauf die vergleichende Anatomie ihr Vorurtheil gegen die Verwendbarkeit der Rochen und speciell der Torpedines stützt, so erfährt man zunächst, dass sie den pentabranchen Selachiern zugehören und schon aus diesem Grunde den als viel primitiver angesehenen Notidaniden gegenüber »abgeleiteter« seien. Die pentabranche Eigenschaft theilen sie nun aber mit den meisten Selachiern, zumal mit *Pristiurus*, *Scyllium*, *Acanthias*, *Spinax*, *Mustelus* etc., die doch allesammt um so mehr zu Forschungen über die Morphologie der Vertebraten herangezogen wurden, als die Notidaniden überhaupt unzugänglich blieben, und das auf sie gesetzte Vertrauen, sie würden wesentliche Aufschlüsse über grundlegende Fragen bieten, nur ein Glaubensartikel war. Es war ja möglich, dass *Hexanchus* und *Heptanchus*, wie die Beibehaltung und Ausbildung der sechsten resp. siebenten Kiemenspalte auch noch andere, bei den pentabranchen Selachiern nur noch angedeutete Verhältnisse ausführlicher recapitulirten oder auch Andeutungen von Zuständen enthielten, welche bei jenen schon gänzlich, auch in der ersten Entwicklung, unterdrückt waren. Und in der That bieten die oben erwähnten Beziehungen des N. abducens zu dem M. subspinalis solche Andeutungen dar; der rücklaufende, bei Embryonen noch angelegte Ast dieses Nerven ist als einzeln stehendes Factum allein schon von großer Tragweite für die Aufklärung unserer Vorstellungen von der ursprünglichen Organisation des Kopfes. Vergleicht man z. B. die Folgerungen, welche sich aus diesem Factum mit ziemlicher Bündigkeit ergeben, mit den Anschauungen, welche RABL über die Natur des Abducens hegte, oder liest man, was GEGENBAUR noch in seiner letzten großen Publication, der Vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere 1. Bd. pag. 802 und 803, über den Abducens sagt, so wird es klar, wie groß die Tragweite des an *Heptanchus*-Embryonen gemachten Fundes ist, und welche Nebel zu zerstreuen derselbe geeignet erscheint.

Wie weit noch andere Verhältnisse durch eine genaue Kenntnis der Embryologie der Notidaniden, welche bis auf Embryonen von 1 Millimeter Länge zurückgreifen könnte, aufgeklärt werden würden, lässt sich vorläufig nicht beurtheilen — solche Embryonen sind für die Untersuchung noch nicht zugänglich geworden, und die wenigen Stadien, über welche ich verfügen konnte, ermächtigen nicht zu einem abschließenden Urtheile. Dass aber *Heptanchus* in der Frage

Digitized by Google

der Occipitalmetameren und der branchialen Kopfnerven hinter *Torpedo* in Aufhellung archaistischer Verhältnisse zurückbleibt, das lässt sich schon aus den vorliegenden, der Untersuchung zugänglich gewordenen Stadien erkennen. Und gerade für diese Fragen hoffte die vergleichende Anatomie von der Untersuchung der Ontogenese der Notidaniden Aufklärung, ja wohl umfassende Bestätigung ihrer Anschauungen und Doctrinen. Und so würde GEGENBAUR wohl wieder seine Lieblingswendung gebrauchen und erklären: die Ontogenie habe die Grenzen ihrer Erfahrungen auch bei dieser Gelegenheit wieder als sehr enge kennen gelehrt und habe nichts aufgedeckt, als was die anatomische Untersuchung auch schon gezeigt habe.

Darauf ließe sich dann eben erwidern, dass die vergleichende Anatomie gar nicht in der Lage sei, beurtheilen und voraussagen zu können, welche Aufschlüsse die Ontogenie dieser oder jener Form für diese oder jene Frage bieten dürfte, noch weniger aber die Competenz besitze, von vorn herein irgend einer Gruppe oder Art als »abgeleiteter« oder als »primitiver« besonderes Zutrauen für Übermittlung palingenetischer oder cänogenetischer Embryonalverhältnisse entgegen zu bringen. Wie die eigentliche Geschichtsforschung, d. h. die der Cultur- und politischen Geschichte, unterliegt allerdings auch die Geschichtsforschung der Organismen, speciell die der Wirbelthiere, der Quellenkritik — aber Wer diese Kritik anzustellen habe, mit welchen Kriterien sie zu handhaben sei, das bleibt einstweilen noch völlig unbeantwortbar. Wenn sich aber die vergleichende Anatomie so gerirt, als sei sie im Besitz dieses Steins der Weisen, und wenn in den GEGENBAUR'schen und fast noch mehr in den FÜRBRINGER'schen »kritischen« Aufsätzen zum Überdruss wiederholt wird, dass sich »die vergleichende Anatomie als die Führerin im Labyrinthe der ontogenetischen Angaben, als der Prüfstein für den Werth ihrer Befunde erweise« (FÜRBRINGER l. c. pag. 689), oder wenn mit gravitätischem Ernst versichert wird, dass, was die Ontogenie für die Lösung phylogenetischer Fragen biete, »einen Wirrwarr von widersprechenden und sich theilweise aufhebenden Angaben bilde, die an sich für die Lösung höherer und weiter greifender phylogenetischer Probleme nicht ausreichen«, die vergleichende Anatomie aber »als ältere, auf mehr gesicherter Basis stehende, tiefer und weiter blickende Schwester den rechten Gradmesser für den Werth der einzelnen ontogenetischen Ergebnisse abgäbe« etc. etc., so kann man sich schwer des Lächelns enthalten.

Digitized by Google

Dass GEGENBAUR durch seine historische Stellung an der Schwelle der modernen, auf evolutionistischer Basis neu errichteten Morphologie sich als summus moderator studiorum morphologicorum fühlen konnte, ist ja wohl begreiflich, obgleich die von ihm begangenen nicht geringen Competenzüberschreitungen desshalb nicht weniger anfechtbar blieben — wenn nun aber auch FÜRBRINGER anfängt, sich für morphologische Fragen als Minos, Aeakos und Rhadamanthos in einer Person zu betrachten, und von der in seinen Augen erhabenen Stellung als vergleichender Anatom aus sich erlaubt, Censuren für die Ontogenie und die Ontogenetiker auszustellen, so wird es gewiss sehr heilsam und ernüchternd wirken, dass gerade auf den zwei Problemgebieten, auf welchen die vergleichende Anatomie sich selbst als besonders competent, die Ontogenie aber als nahezu impotent ansah, auf dem Gebiete der Occipitalsomite und -Nerven und in der Frage nach der Homodynamie der Kopf- und Spinalnerven, die Ontogenie Thatsachen ans Licht förderte, welche nicht nur wesentlich Neues brachten, sondern auch sehr geeignet erscheinen, die Folgerungen und Doctrinen der vergleichenden Anatomie als unbegründet und irreführend zurückzuweisen und einer ganz anderen, nahezu entgegengesetzten Auffassung Thor und Thür zu öffnen.

---

## Litteraturverzeichnis.


1. Wijhe, J. W. van, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven der Selachier. in: Verh. Akad. Amsterdam Deel 22 pag. 1 ff.
2. Killian, G., Zur Metamerie des Selachierkopfes. in: Verh. Anat. Ges. 5. Vers. 1891 pag. 85 ff.
3. Severtzow, A., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes. 1. Die Metamerie des Kopfes des electrischen Rochens. in: Bull. Soc. Natural. Moscou (2) Tome 12 1899 pag. 197 ff., 393 ff.
4. Rabl, C., Über die Metamerie des Wirbelthierkopfes. in: Verh. Anat. Ges. 6. Vers. 1892 pag. 104 ff.
5. Fürbringer, M., Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. in: Festschrift Gegenbaur Leipzig 3. Bd. 1897 pag. 349 ff.
6. Braus, H., Beiträge zur Entwicklung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. 1. Theil. Die metotischen Urwirbel und spino-occipitalen Nerven. in: Morph. Jahrb. 27. Bd. 1899 pag. 415 ff.


Digitized by Google

7. Neal, H. V., The segmentation of the nervous system in *Squalus acanthias*. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 31 1898 pag. 147 ff.
8. Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. 1. Bd. Leipzig 1898.
9. Hensen, V., Über die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarve. in: Arch. Path. Anat. 31. Bd. 1864 pag. 51 ff.
10. Fürbringer, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. in: Bijdragen Dierkunde Amsterdam 15. Afl. 1888.

## Buchstabenerklärung.

*abd* Nervus abducens.
*abd.r.recur* Ramus recurrens des Abducens.
*abd.W* Abducenswurzel.
*Abg.Ect* Abgeworfene äußere Ectodermschichten der Seitenlinie.
*acc.(n.acc)* Nervus accessorius.
*Achs* Anfänge der Achsencylinder.
*Amp* Ampullen der Schleimcanäle.
*Amp.Gg* Ampullengänge.
*Amp.Md* Mündung der Ampullengänge.
*Art* und *Art.vert* Arteria cerebrospinalis.
*Basal.Pl* Basalzellplatte der Ampullennerven.
*Ch* Chorda dorsalis.
*Comm* Verbindendes Stück der Ganglienleiste zwischen Vagusplatte und Spinalganglienleiste.
*Cu* Cutislamelle der Somite und aus ihr hervorgehende Zellen.
*d.Bl* Dorsale Blasen der Urwirbel.
*d.sp.Gl* Dorsale Spinalganglien.
*d.sp.n* Dorsale Spinalnerven.
*Ect* Ectoderm.
*Ent.K* Entodermkuppe, d. h. blindes Ende des Vorderdarmes, das mit Chorda und Prämandibularhöhle in Verbindung steht.
*Fbr* Faserbrücken der Seitenhornfasern der Vagusplatte.
*Gl.* u. *Ggl* Ganglienleiste.
*Glph* Nervus glossopharyngeus.
*Glph.mot* Motorische Fasern des Glossopharyngeus.
*Glph.sens* Sensible Fasern des Glossopharyngeus.
*Glph.W* Glossopharyngeuswurzel.
*Hy* Hyoidkiemensack.
*Kpfpl* Kopfplatten des Medullarrohres.
*L* Nervus lateralis.
*LL* Lateralisfasern.
*LW* Lateraliswurzel.
*LZH 1* u. *2* Zellen, die den Lateralisfasern hinter dem eigentlichen Lateralisganglion angelagert sind.
*Mdh* Mandibularhöhle.
*Mes* Mesodermzellen.
*ML* Mediale Lamelle der Vagusplatte.
*M.subsp* Musculus subspinalis.
*N.acc* Nervus accessorius.
*N.bucc* Nervus buccalis.
*O* Ohrblase.
*Pla* Placodenzellen.
*Sbch* Subchordaler Strang.
*Schw.K* Schwann'sche Kerne.
*SHF* Seitenhornfasern.
*SHZ* Seitenhornzellen.
*Sp.Ggl* Spinalganglien.
*Spl* Seitenplatten.
*Spr.S* Spritzlochsack.
*Str* Zellstränge der Ampullennerven.
*T* Tasche der Seitenlinien-Lateralisbildung.
*ventr.Ect* Ventrales Ectoderm des Vorderkopfes.

Digitized by Google

*Vg* Vagusnerv.
*Vg.Ggl.sp* Vagusspinalganglien.
*Vg.m.Sh.W* Motorische Seitenhornwurzeln des Vagus.
*Vg.Pl* Vagusplatte.
*Vg.W* Vaguswurzel.
*Vn* Vorniere.
*v.sp.n* ventrale Spinalnerven.
*p, q, r, s, t, u, v, w, x, y, z* bezeichnen im Anschluss an die FÜRBRINGER'sche Benennung die Occipitalurwirbel.
1, 2, 3, 4, 5 bezeichnen die vordersten Rumpfurwirbel.
I—VII bezeichnen die Kiemensäcke.

---

## Tafelerklärung.

### Tafel 1.

Fig. 1—8. *Mustelus laevis.* Embryo von 1,7 mm Länge. Sagittalschnitte vom Präparat XXVIII 625, II 2, 4, 5, 8, 11, 12, 19, 20. Vergr. 95.

Fig. 9. Derselbe Embryo, aus den Schnitten 16—19 combinirt, um ihn in ganzer Länge darzustellen. Vergr. 95.

Fig. 10. *Mustelus laevis.* Embryo von 2,5 mm Länge. Präparat XXVIII 623, I 18—26, aus 5 Schnitten combinirt. (Die Schnitte sind schräg gefallen, dorsalwärts näher der Mitte, als ventralwärts.) Vergr. 95.

Fig. 11. *Mustelus laevis.* Embryo von 5 mm Länge. Präparat XXVIII 617, II 16—19 aus 4 Schnitten combinirt. Die Vagus-Glossopharyngeusplatte liegt über den Occipitalurwirbeln *v—t*, seitlich würde sie aber nur die von der Klammer eingefasste Partie bedecken, deren hinterer Pfeil die caudale Grenze des Vagus, der vordere die des Glossopharyngeus anzeigt. Von den Rumpfsomiten 1—4 gehen die Vorniere und der Urnierengang aus. Vergr. 95.

### Tafel 2.

Fig. 1—9. *Mustelus laevis.* Embryo von 4 mm Länge. Horizontalschnitte. Präparat XXVIII 629, I 15—23. (Fortsetzung Taf. 3 Fig. 1—3.) Vergr. 190.

Es ist besonders wichtig, in den Figuren 2—9 die allmähliche Trennung des vorderen Abschnitts des Somits *v* von dem Haupttheil desselben zu verfolgen, welche zu einer völligen Trennung führt: dieser vordere Abschnitt ist mit $v_1$ bezeichnet. Ferner ist das Vorhandensein eines ganz dünnen, dem Ausfluss nur einer Medullarzelle gleichkommenden ventralen Spinalnerven für *u* auf der rechten Seite der Fig. 5 von Interesse. Zum weiteren Verständnis dieser Tafel lese man pag. 13 nach. Fortsetzung der Schnitte dieses Embryos auf

### Tafel 3.

Fig. 1—3. *Mustelus laevis.* Embryo von 4 mm Länge. Präparat XXVIII 629, I 23—25. Fortsetzung der Schnitte, die auf Taf. 2 abgebildet sind. Vergr. 190.

Fig. 4 u. 5. *Mustelus vulgaris.* Embryo von 2,6 mm Länge. Schräge Horizontalschnitte. Präparat XXVII 136, II 12, III 3 zeigt die Auflösung der

Digitized by Google

Somite *u*, *v*, *w* in unregelmäßige Abschnitte, deren Zugehörigkeit zu dem einen oder dem anderen Somit auf den verschiedenen Schnitten wechselt. Vergr. 95.

Fig. 6—9. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 10 mm Länge. Präparat XXV 72, II 2, 4, 7, 12. Diese Schnitte zeigen, wie die Somite *v*, *u*, und *t* zu einer langen, auf Fig. 9 dargestellten Einheit verschmelzen. Vergr. 130.

## Tafel 4.

Fig. 1—3. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 7,8 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXV 41, III 10, 11, Fig. 3 II 14—III 1 aus 3 Schnitten combinirt. Die Schnitte zeigen die Lagerung der Somite *w*, *v*, *u* und *t* im Verhältnis zur Vagusplatte und die Reste der ventralen Spinalnerven von *v* und *w*. Vergr. 95.

Fig. 4. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 11 mm Länge. Sagittalschnitt (derselbe ist falsch gelagert: die linke Seite ist die Rückseite und hätte die obere sein sollen). Präparat XXV 121. V combinirt aus 1—3. Oben bei (*vg*) läuft die Vagusplatte aus und schließt sich an die Ganglienleiste (*Ggl*) an, von welcher das rudimentäre Spinalganglion für *v* (*d.sp.G.v*) nach rückwärts abgeht und mit dem viel stärkeren für *w* (*d.sp.G.w*) zusammenschmilzt. Bei *v.sp.n* der ventrale Spinalnerv für *v*. Vergr. 130.

Fig. 5. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 14 (?) mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXV 80. I combinirt 2—4, um die großen dorsalen Blasen der Urwirbel zu zeigen (*d.Bl*). Vergr. 95.

Fig. 6. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 16 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXV 51, III 12 zeigt die große dorsale Blase des Somits *v*. Vergr. 95.

Fig. 7. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 10 mm Länge. Horizontalschnitt durch den Rumpf. Präparat XXV 72, I 15 zeigt die dorsalen Erweiterungen der Rumpfsomite. Vergr. 95.

Fig. 8. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 23 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXV 5, combinirt aus I 9, 10, II 1—6. Diese Figur, die aus 8 Schnitten zusammengesetzt ist, zeigt die 7 Wurzeln des N. abducens (*abd.IV*), welche nach links (vorn) in den eigentlichen Abducens (*abd*) führen, während nach rechts (hinten) der Ramus recurrens (*abd.v.recurr*) bis in das Myotom *v* des Musc. subspinalis läuft. Vergr. 95.

## Tafel 5.

Fig. 1. *Torpedo ocellata.* Embryo von 2 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXVIII 2, I 19 zeigt die ungleiche Größe und Zahl der Urwirbel auf beiden Seiten des Embryos. Vergr. 190.

Fig. 2. *Torpedo ocellata.* Embryo von 1 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXVIII 299, I combinirt aus den sechs Schnitten 20—25. Missgeburt mit Verdoppelung der Chorda und einer dritten, unpaaren Urwirbelreihe. Vergr. 95.

Fig. 3—5. *Torpedo ocellata.* Embryo von 5 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXVIII 45, III 6, 7 u. 8 zeigt, wie in anormaler Weise verschmolzene oder unvollkommen getheilte Rumpfsomite die Bilder wiederholen, welche die Occipitalsomite darbieten. *a* ein Urwirbel mit zwei von

Digitized by Google

ihm ausgehenden Seitenplattenabschnitten, $\beta$ zwei Urwirbel, welche auf halber Höhe mit einander communiciren. Vergr. 130.

Fig. 6—7. *Torpedo ocellata.* Embryo von 4 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXVIII 75, I 17, 18 zeigt die Occipitalsomite *w* und *v* in ähnlicher Weise verschmolzen, wie die Rumpfsomite der vorhergehenden Figuren, d. h. zwei Urwirbel auf einem Seitenplattenabschnitte. Vergr. 130.

Fig. 8—10. *Torpedo ocellata.* Embryo von 2 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXVIII 7, I 10—12 zeigt verschmolzene oder unvollkommen getheilte Occipitalurwirbel $\alpha$ und $\beta$, von denen nicht bestimmt zu sagen ist, ob sie *t* und *u* oder *u* und *v* entsprechen. Vergr. 130.

Fig. 11—12. *Torpedo marmorata.* Embryo von 2,6 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 84, IV 12, 13 zeigt bei $\alpha$ einen jener ganz kleinen Urwirbelreste zwischen den größeren Occipitalurwirbeln. Vergr. 130.

Fig. 13 u. 14. *Torpedo marmorata.* Embryo von 2,6 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 85, I 1, 2. Unvollkommene Theilung vorderer kleiner Occipitalurwirbel. Vergr. 130.

Fig. 15. *Torpedo marmorata.* Embryo von 2,6 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 86, IV 17. Die vorderen kleinen Occipitalurwirbel unvollkommen getheilt und im Übergang zum Mesoderm des Vorderkopfes Vergr. 130.

Fig. 16a—16c. *Torpedo marmorata.* Embryo von 3,5 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 89, II 7, 8, 11 zeigt die ungleiche Gliederung der Occipitalsomite in den verschiedenen Schnittebenen, welche durch die Linien 1—10 angedeutet sind. Bei 16a liegen zwischen den Linien 1—8 sieben bis acht Somite, während bei 16c, näher der Medianebene nur sechs Myomeren sich finden — ein Beweis, dass Verschmelzung stattfindet, offenbar zwischen den Linien 3—6. Vergr. 130.

## Tafel 6.

Fig. 1—7. *Torpedo marmorata.* Embryo von 2,8 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 83, II 6, 4, 3, I 16, 13, 11, 9, 7 zeigt die gesammte Gliederung des Kopfmesoderms. Vergr. 160.

## Tafel 7.

Fig. 1—2. *Torpedo marmorata.* Embryo von 2,8 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 92, III 16 u. IV 2 zeigt, wie die beiden Somite *t* und *s* lateralwärts geschieden, medialwärts verschmolzen sind. Vergr. 160.

Fig. 3—6. *Torpedo marmorata.* Embryo von 2,8 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 80 zeigt zwischen den Occipitalsomiten bei $\alpha$ ein ganz kleines ähnlich wie auf Taf. 5 Fig. 11 u. 12. Vergr. 160.

Fig. 7. *Torpedo marmorata.* Embryo von 1,8 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXIII 281 zeigt die ungleiche Größe und Zahl der Occipitalsomite auf beiden Seiten des Embryos. Vergr. 190. (Vgl. Taf. 5 Fig. 1.)

## Tafel 8.

Fig. 1. *Torpedo ocellata.* Embryo von 11 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXVIII 63, III combinirt aus Schnitt 5—12. (Kopfende des Embryos nach oben gerichtet, links der Rücken.) Die Abbildung zeigt die

Digitized by Google

Occipitalsomite *w—y* an ihrer medialen Seite durchschnitten. Die drei ventralen Spinalnerven stehen in Verbindung mit den Resten der zugehörigen dorsalen Spinalganglien, welche ihrerseits mit einander in Faserzusammenhang getreten sind, aber keine Wurzelfasern mehr in das Centralnervensystem entsenden. Vergr. 190.

Fig. 2. *Torpedo ocellata.* Derselbe Embryo wie die vorige Figur. Präparat XXXVIII 65, I 5 zeigt dieselben Bildungen auf der anderen Seite; es ist aber zu bemerken, dass die Reste der dorsalen Spinalganglien (*d.sp.n*) sich nicht genau den Somitgrenzen anpassen. Der Schnitt ist eben so gelagert wie der vorige, die Rückenseite liegt links. Vergr. 130.

Fig. 3. *Torpedo ocellata.* Embryo von 11 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXVIII 93, combinirt aus II 16 und III 1—5, zeigt die von der Glossopharyngeus- und Vagusplatte abgehenden dorsalen Spinalnervenreste (*d.sp.n*) und das abgeschnürte hintere Stück des Vagus ($Vg_1$). Vergr. 95.

Fig. 4—6. *Torpedo ocellata.* Embryo von 6 mm Länge. Horizontalschnitte. Präparat XXXVIII 138, II 4, 7, 11, 12. Diese Schnitte zeigen bei (*Vg.Sp.G*) einen Rest der Vagusspinalganglien, bei $Vg_1$ die hinten abgetrennte isolirte Vaguspartie, bei *Cu* die die Vagusplatte durchbrechende Cutiswucherung. Vergr. 190.

Fig. 7 u. 8. *Torpedo ocellata.* Embryo von 18 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXIII 4, II 1, 2, 7, I 4—7. Die dorsalen Spinalnerven, welche von dem 1. Vagusganglion zu der Urwirbelmuskulatur gehen. Vergr. 130.

Fig. 9. *Torpedo ocellata.* Embryo von 6 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXVIII 106, II 1—4. Dasselbe wie Fig. 7. Vergr. 130.

Fig. 10. *Torpedo ocellata.* Embryo von 7 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXVIII 128, I 4. Dasselbe wie Fig. 7. Vergr. 130.

Fig. 11. *Torpedo ocellata.* Embryo von 6 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXVIII 130, I 11. Dasselbe wie Fig. 7. Vergr. 130.

Fig. 12. *Torpedo ocellata.* Embryo von 4 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXVIII 26, III 6. Dasselbe wie Fig. 7.

Fig. 13. *Torpedo marmorata.* Embryo von 10 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXIII 205, III 9, 10. Dasselbe wie Fig. 7.

## Tafel 9.

Fig. 1. *Torpedo ocellata.* Embryo von 7 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXVIII 122, III 3 zeigt die Glossopharyngeus-Vagusplatte, welche caudalwärts bis an das Somit *v* reicht. Den Somiten *w*, *v*, *u*, *t* liegen auf ihrer inneren Seite Reste von Spinalganglien an, von welchen die beiden letzteren als Vagusspinalganglien zu bezeichnen sind. An das Vagusspinalganglion von *t* begiebt sich ein letzter Rest eines motorischen Spinalnerven (*v.sp.n*); ein gleicher Rest findet sich im Somit *v*. Bei *Art.vert* ist die Arteria cerebrospinalis angeschnitten. Vergr. 160.

Fig. 2. *Torpedo ocellata.* Embryo von 5 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXVIII 137, I 25 die linke Seite der Figur, I 26 die rechte Seite. Zeigt auf der linken Seite die Vagusspinalganglien neben *u* und *t* verschmolzen und in derselben Sagittalebene, wie die Spinalganglien für *v* und *w*; auf der rechten Seite sieht man die Ganglienleiste durch die Commissur (*Comm*) in die laterale Vagusplatte einmünden, auf der

Digitized by Google

inneren Seite der Somite *u* und *t* wiederum die zugehörigen Vagus-spinalganglien. Vergr. 130.

Fig. 3. *Torpedo ocellata.* Embryo von 7 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXIII 24, III 7. (Die beiden Hälften des Medullarrohrs sind bei dieser Figur in der Mitte an einander gerückt worden, um Raum zu sparen.) Es ist bemerkenswerth, dass auf der linken Seite 3 Somite, auf der rechten aber nur 2 auf der Strecke neben der Vagusplatte zu sehen sind; ich habe jedem Myotom seinen Buchstaben gegeben, und so kann man sehen, dass die Buchstaben beider Seiten nicht dieselben Bildungen bezeichnen; so ist es auch mit den Somiten der Squaliden, welche sich mit jenen vom *Torpedo* nicht decken. Bei *Cu* durchbricht ein seitlicher Auswuchs der Cutislamelle die Vagusplatte und sondert dieselbe in entsprechende metamere Abschnitte. Vergr. 130.

Fig. 4—9. *Torpedo ocellata.* Embryo von 7 mm Länge. Horizontalschnitte. Präparat XXXIII 24, III 1—6. Derselbe Embryo wie Fig. 3, aber nur die linke Seite. Die Schnitte zeigen dorso-ventralwärts die Lagerung der Somite neben der Vagusplatte, Fig. 9 bei *Cu* die Durchbrechung der Vagusplatte durch die Cutislamelle von *t* und weiter nach vorn die Lücke zwischen Glossopharyngeus und Vagusplatte gleichfalls bei *Cu*. Man sieht besonders deutlich, wie das Somit *u* hinten den Vagus umfasst, ehe sein Haupttheil mit dem Myotom medialwärts vom Vagus sich lagert. Vergr. 130.

Fig. 10 u. 11. *Torpedo marmorata.* Embryo von 3 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXIII 272, I 29, 31 zeigt die antimerische Ungleichheit der Somitgliederung. Auf der linken Seite ist das Somit *u* auf der dorsalen Hälfte in zwei Somite (*u* und $u_1$) getheilt, ventralwärts verschmelzen beide zu 1 Myotom; auf der rechten Seite geschieht das auch schon auf der dorsalen Hälfte. Vergr. 130.

## Tafel 10.

Fig. 1—5. *Scyllium canicula.* Embryo von 1,5 mm Länge. Horizontalschnitte. Präparat XXXVII 571, I 3—7. (Die Richtung der Figuren sollte umgedreht sein: das Kopfende ist auf der unteren Seite!) Diese Schnitte zeigen die unvollkommene Scheidung der Occipitalsomite. Da der Embryo noch zu jung ist, um mit Sicherheit die Occipitalsomite zu bezeichnen, es aber nur darauf ankommt, denselben Urwirbel durch die Schnitte hindurch zu verfolgen, so reicht jeder Buchstabe dazu aus. Ich habe desshalb die griechischen Buchstaben benutzt und verweise darauf, dass in Fig. 3 ein verschmolzenes Somit die beiden in Fig. 1 u. 2 noch getrennten Urwirbel $\beta$ und $\gamma$ darstellt, während Fig. 4 und 5 gleichfalls ein verschmolzenes Somit $\zeta\ \eta$ aufweist, welches den in Fig. 3 noch getrennt vorhandenen ganzen Urwirbel $\zeta$ und daran geschlossenen halben $\eta$ enthält. Zwischen $\zeta$ und $\eta$ fehlt die Hinterwand des Urwirbels $\eta$ (man erinnere sich, dass die Figuren verkehrt gelagert sind!) Vergr. 205.

Fig. 6. *Scyllium canicula.* Embryo von 4 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXVII 479, II 9, 10 zeigt die Somite *u* und *t* in cellulärer Verbindung und vor *t* Andeutungen kleinerer Urwirbel, die aber unregelmäßig gestaltet und mit einander verbunden sind. Vergr. 190.

Digitized by Google

Fig. 7. *Scyllium catulus.* Embryo von 7 mm Länge. Combinirte Sagittalschnitte. Präparat XXXVI 80, VI 16, 17, 18 zeigt das Occipitalsomit *w* aus zwei kleineren Somiten zusammengesetzt, welche aber beide zusammen nur 1 größeres Myotom produciren. *v* ist von derselben Größe, lässt aber eine ursprüngliche Zusammensetzung nicht mehr erkennen. Vergr. 95.

Fig. 8—16. *Scyllium catulus.* Embryo von 4 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXVI 34 zeigt die Occipitalsomite und einige darauf folgende Rumpfsomite. Die ventralen Seitenplattenabschnitte zeigen besonders bei Somit *v* seine ursprüngliche Combination aus zwei Metameren. Vergr. 95.

## Tafel 11.

Fig. 1—7. *Scyllium catulus.* Embryo von 4 mm Länge. Sagittalschnitte. Präparat XXXVI 34 (derselbe Embryo auf Taf. 10 Fig. 8—16) zeigt, wie die Somite *v* und *y* combinirt sind, dass aber die Myotome davon keine Kunde geben, sondern nur die seitlichen Abschnitte. Vergr. 130.

Fig. 8—13. *Scyllium catulus.* Embryo von 5 mm Länge. Schräge Schnitte. Präparat XXXVI 85, I 10—12, II 1—3. Schnitte durch den Rumpf, um die ungleiche Vertheilung der dorsalen und ventralen Somittheile zu zeigen, welche auf anomale Theilung resp. Verschmelzung schließen lassen. Vergr. 130.

## Tafel 12.

Fig. 1. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von 0,9 mm Länge. Horizontalschnitt. XXXIV 90, I 13. Vergr. 170.

Fig. 2. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von 2,7 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XV 653, III 7, 8, 9, combinirt, zeigt die von den Autoren als primitiv und normal angesehenen Occipitalsomite *t—v*, welche hier keine Spuren von Verschmelzung erkennen lassen. Vergr. 190.

Fig. 3. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von 3,2 mm Länge. Combinirter Sagittalschnitt. Präparat XV 708, II 5, 6, 7 zeigt dieselben Somite, aber in wesentlich verschiedener Größe und Gestalt, welche auf die ursprüngliche Combination und Verschmelzung schließen und sich kaum mit bestimmten Buchstaben bezeichnen lassen. Vergr. 190.

Fig. 4. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von 3,2 mm Länge. Combinirter Sagittalschnitt. Präparat XV 658, II 1, 2 zeigt in noch anderer Weise die Größe und Gestalt der Occipitalsomite, zugleich die Verhältnisse des Vorderkopfmesoderms. Vergr. 190.

## Tafel 13.

Fig. 1—3. *Torpedo ocellata.* Embryo von 9 mm Länge. Horizontalschnitte. Präparat XXXVIII 117, I 1, 2, 4. Diese Schnitte weisen die Vagus- und Glossopharyngeus-Spinalganglien- resp. Nervenreste auf, welche an der Innenseite der betreffenden Platten bei *Vg.Sp.Gl* zu erkennen sind. Vergr. 160.

Fig. 4. *Torpedo ocellata.* Embryo von 5 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXVIII 103, II 6, 7 zeigt ein Vagusspinalganglion neben dem Somit I.

Digitized by Google

Dicht daneben ist ein anderer Zellhaufen, welcher aber der Wandung der Arteria vertebralis angehört, die bei *Art* angeschnitten ist. Vergr. 190.

Fig. 5. *Mustelus vulgaris.* Embryo von 18,5 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXVII 359, III 4 zeigt das Einlaufen von Wurzelfasern des 2. Vagusastes in das Medullarrohr, dessen Längs- und Querfasern mitsammt den sogenannten Gerüstzellen zurückgedrängt werden. Vergr. 440.

Fig. 6. Derselbe Embryo 360, I 1, 2 zeigt die Einmündung der Glossopharyngeuswurzeln in das Medullarrohr. Der vorderste, frontalwärts gerichtete Wurzelstrang bildet die Wurzel des N. lateralis. Vergr. 360.

Fig. 7. *Mustelus vulgaris.* Embryo von ca. 22 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat von MAYER 16, I 7. Der Schnitt geht durch die obere Hälfte der Wurzelfaserknäuel des 3. Vagusastes. Alle Medullarzellen und Fasern sind durch dieselben zurückgeschoben worden. Vergr. 440.

Fig. 8. *Mustelus vulgaris.* Embryo von 18,5 mm Länge. Horizontalschnitt. Dasselbe Präparat wie Fig. 5. Dieser Theil des Schnittes zeigt die motorischen Fasern, welche aus dem Medullarrohr von unten in das Wurzelknäuel des Vagusastes eindringen, in welchem sie gesondert nicht zu erkennen sind.

Fig. 9 u. 10. *Mustelus vulgaris.* Embryo von 18(?) mm Länge. Querschnitt. Präparat von MAYER 4, IV 2. Fig. 10 zeigt einen Querschnitt in der Gegend dicht hinter den letzten Wurzelsträngen des Vagus, an denen ein dorsalwärts gerichteter Zellfortsatz (ob Rest der ursprünglichen Verbindung mit Hinterzellen?) zu erkennen ist, der in Fig. 9 360 mal vergrößert ist.

Fig. 11—14. *Mustelus vulgaris.* Embryo von 18,5 mm Länge. Querschnitte. MAYER 4, VII 2 (von hinten gezählt) zeigt die Einmündung des Glossopharyngeus auf der Höhe der durchschnittenen Ohrblase. Fig. 11 Situationsbild. Vergr. 51. Fig. 12 zeigt die Einmündung des Glossopharyngeus, (*LW*) die Wurzel des Lateralis, (*Glph.sens*) die sensiblen Wurzelfasern, Fig. 13 (mehrere Schnitte nach dem vorhergehenden) die durchschnittenen Lateralisfasern (*L*), die sensiblen (*Glph.sens*), die motorischen Glossopharyngeusfasern (*Glph.mot*). Fig. 14 (wieder mehrere Schnitte weiter caudalwärts) Schnitt durch die Glossopharyngeus-Vagusplatte zwischen Glossopharyngeus und 1. Vagus; *α* Schnitt durch die Lateralisfasern. Vergr. 360.

## Tafel 14.

Fig. 1—3. *Heptanchus cinereus.* Embryo von 16 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXV 52. Vergr. 160.

Fig. 3 zeigt das Situationsbild (Vergr. 20) der in die Lateralisbahn eingeschalteten kleinen Nerven- oder Ganglienzellhaufen (*LZH*), welche auf der Höhe der Somite *w* und *x* den Fasern des Lateralis angelagert sind, während das Vagus-Lateralisganglion *Vg* mit dem Somit *u* aufhört.

Fig. 1 zeigt die rechte Seite dieses Embryos bei 250facher Vergrößerung.

Fig. 2 zeigt die linke Seite dieses Embryos bei 250facher Vergrößerung.

Fig. 4. *Mustelus vulgaris.* Embryo von 10 mm Länge. Querschnitt. Präparat XXVII 124, IV 14. Auf diesem Schnitt erkennt man bei *SHZ* die blassen Seitenhornzellen, welche sich mit ihrer Längsachse dorsalwärts

Digitized by Google

richten und mit Fasern im Zusammenhang stehen, die bei *SHF* austreten. Diesem Austritt gegenüber liegt die wahrscheinlich abgerissene Fortsetzung derselben in der medialen Lamelle (*ML*) der Ganglienleiste bei *Fbr*. Die mediale Lamelle lässt sich noch deutlich auf der Innenseite des aus Placodenzellen bestehenden Ganglion (*Pla*) erkennen, während die laterale Lamelle (*LL*) auf der Spitze des Ganglions sich mit den Placodenzellen verbindet. Vergr. 190.

Fig. 5. *Mustelus vulgaris*. Embryo von 18 (?) mm Länge. Querschnitt. Präparat Sammlung MAYER 2, VII 15. Schnitt durch die hintere Partie der Seitenlinientasche am Rumpf, auf der Höhe des Afters, *L* Ende des Nervus lateralis, das im Ectoderm liegt und sich erst aus dem Plasma der Ectodermzellen die Materialien zum Weiterwachsen schafft, *Abg.Ect* die äußere, abgespaltene Schicht des Ectoderms, *T* der Hohlraum der Tasche. Vergr. 405.

Fig. 6. Derselbe Embryo 2, XII 1. Schnitt durch einen weiter frontalwärts gelegenen Theil des Rumpfes, auf dem die Lateralisbahn schon deutlicher umgrenzt ist. Vergr. 405.

Fig. 7—10. *Mustelus vulgaris*. Embryo von 12 mm Länge. Horizontalschnitte. Präparat XXVII 350, I 30—33. Diese Schnitte zeigen die ersten Faserzusammenhänge zwischen Glossopharyngeus-Vagusplatte und Medullarrohr. Bei $\alpha$ sieht man den Anfang der Verbindung des Lateralis, bei $\beta$ verschiedene Verbindungen mit den oberen Zellen der Vagusplatte. Vergr. 450.

Fig. 11. *Mustelus vulgaris*. Embryo von 16 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXVII 356, II 18 zeigt die caudalwärts wachsende Seitenlinie resp. Lateralisanlage an ihrem hintersten, über der Vorderflosse angekommenen Ende. Die Lateralisfasern sind eben erst in dem Anfangstheil des stark verdickten Ectoderms differenzirt, an dessen den Boden der Tasche bildenden Abschnitte die Ectodermzellen ($L_1$) starke Vermehrung erleiden, aber noch keine Fasern gebildet haben. Die doppelte Schicht der abgelösten äußeren Ectodermmembran (*Abg.Ect*) geht hinter der Tasche *T* bei *x* in das einfache Ectoderm über. Vergr. 405.

Fig. 12. Derselbe Embryo 356, II 18. Horizontalschnitt durch das Seitenlinienectoderm an einer mehr frontalwärts gelegenen Partie des Rumpfes; die Faserbildung des Lateralis hat sich schon klarer definirt, die ursprünglich senkrecht gerichteten Kerne laufen mit den Fasern parallel. Vergr. 150.

Fig. 13. Derselbe Embryo 356. II 24. Horizontalschnitt durch den Anfangstheil des Lateralis, wo er mit den Zellen des Vagusganglion zusammenhängt. Bei *L* sieht man die von den vorderen Vagusganglien in den Gesammtlateralis übergehenden Fasern. Vergr. 150.

Fig. 14. *Pristiurus melanostomus*. Embryo von 28 mm Länge. Querschnitt. Präparat XXXIV 825, VIII 5—10 combinirt. Dieser Querschnitt geht durch den Vordertheil der Schnauze, vor der Nasengrube. Der Nerv ist der N. buccalis, dessen Äste und Zweige von den durchschnittenen Ampullenköpfen (*Amp*) herstammen. *Amp.Gg* Ampullengänge, deren einer bei *Amp.Md* auf dem Ectoderm ausmündet. Vergr. 95.

Fig. 15. *Pristiurus melanostomus*. Embryo von 30 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXIV 819, I 4. Dieselbe vordere Schnauzenregion, deren

Digitized by Google

Ampullen und anhängenden Nervenzweige durch den Horizontalschnitt quer getroffen sind. *Amp* Ampullen, *N.bucc* Zweige des Nerv. buccalis. Vergr. 180.

## Tafel 15.

Fig. 1. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von 30 mm Länge. Horizontalschnitt. Präparat XXXIV 797, I, 1, 2. Eine dorsal vor der Ohrblase gelegene Ampulle mit aus ihr hervorwachsendem Zweige des N. ophthalmicus superficialis. Vergr. 190.

Fig. 2. Derselbe Embryo 796, III 8. Eine an derselben Stelle, wie Fig. 1, gelegene Ampulle mit Zweig des N. ophthalmicus superficialis. Die Abbildung zeigt die einzellige Wandung der Ampulle an dem Theile, welcher dem Ampullengang sich anschließt, während der Ampullenboden mehrfache Zellenschicht aufweist, aus welcher der anhängende, in der Bildung begriffene Zweig des N. ophthalmicus oder die ihn bildenden SCHWANN'schen Zellen hervorgehen. Die Mesodermzellen liegen in netzförmiger Anordnung um das ganze Gebilde herum. Vergr. 480, ebenso Fig. 3—5.

Fig. 3. Derselbe Embryo 797, I 8.

Fig. 4. Derselbe Embryo 797, II 4; zeigt besonders zahlreiche Mitosen in der Basalplatte.

Fig. 5. Derselbe Embryo 796, III 4.

Alle diese Ampullenköpfe mit anhängenden Basalplatten und davon ausgehendem Strange sollen den unmittelbaren Zusammenhang und das Hervorgehen der in der Basalplatte und dem anhängenden Strange enthaltenen Zellen und Kerne aus der Ampulle deutlich machen. Die Mesodermzellen (*Mes*) umgeben die Ampulle, die Basalplatte und den Strang und liegen allen dreien oft dicht an, ohne mit ihnen zusammenzuhängen.

Fig. 6 u. 7. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von 28 mm Länge. Querschnitte. Präparat XXXIV 825. Diese Schnitte zeigen Querschnitte durch eine Ampulle. Sie folgen sich mit Unterbrechungen in der Reihenfolge des griechischen Alphabets, wo $\alpha$ und $\beta$ durch den Gang, $\gamma$, $\delta$ und $\varepsilon$ durch die Ampulle, $\zeta$ und $\eta$ durch die Basalplatte gehen. Vergr. 480.

Fig. 8 u. 9. Derselbe Embryo. Weitere Querschnitte durch eine andere Ampulle und den anhängenden zum N. buccalis gehörenden Strang. Die Schnitte $\alpha$—$\varepsilon$ gehen durch die Ampulle, die Schnitte $\zeta$—$\varkappa$ durch den Strang und zeigen bei *Achs* durchschnittene hellglänzende Cylinder, die meist den Kernen des Stranges dicht angelagert sind. Auch Mesodermzellen (*Mes*) schmiegen sich den einzelnen Querschnitten dicht an, so bei $\delta$, $\zeta$, $\iota$ und $\varkappa$. Vergr. 480.

Fig. 10—12. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von 30 mm Länge. Präparat XXXIV 819, I zeigt verschiedene Querschnitte durch einen zum Gebiet des N. buccalis gehörenden Strang. In diesen 480fach vergrößerten Querschnitten sieht man mit besonderer Deutlichkeit die hellglänzenden Cylinder, deren öfters 3—4 in einem Schnitte zu erkennen sind. Wahrscheinlich gehören sie aber verschiedenen Zellen an, deren Kerne indess außerhalb der betreffenden Schnitte gelegen sind. Vergr. 480.



Digitized by Google

Fig. 13. *Pristiurus melanostomus.* XXXIV 798, I 3 zeigt das Stück eines Stranges mit drei Kernen und zwei Mitosen; neben den Kernen sieht man Anfänge mehrerer hellglänzender Cylinder. Mesodermzellen liegen dicht daneben. Vergr. 780.

Fig. 14. *Scyllium canicula.* Embryo von 35 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat XXXVII 702, III 2 zeigt zwei Gänge und eine Ampulle mit davon ausgehendem Strange und überaus zellenreicher Basalplatte. Der Strang gehört zum Gebiet des N. ophthalmicus superficialis. Vergr. 190.

Fig. 15. *Scyllium catulus.* Embryo von 53 mm Länge. Sagittalschnitt. Präparat III 507, I 9. Diese Abbildung zeigt mehrere Ampullen aus dem Gebiet des N. ophthalmicus, welche bereits sehr lange Gänge (*Amp.Gg*) und noch längere Stränge (*Str*) gebildet haben, die durch gleichmäßig geformtes Mesoderm (*Mes*) hindurchziehen, um bis in die Nasengegend zu gelangen. Vergr. 95.

Fig. 16. Derselbe Embryo. Die unterste der auf Fig. 15 dargestellten Ampullen (*Amp.α*) 480fach vergrößert. Man sieht die für *Scyllium catulus* charakteristische Einschnürung zwischen Ampullenboden und anhängender Basalplatte (*Basal Pl*) des Stranges (*Str*), die in ersterer enthaltenen zahlreichen, regellos gelagerten Zellen, Kerne und Mitosen und allerhand unsichere Strang- oder Faseranfänge dazwischen. Mesodermzellen lagern sich der Ampulle und der Basalplatte mehrfach dicht an. Die Platte setzt sich in den langen Strang fort, von dem die folgende Figur genauere Kunde giebt.

Fig. 17. Derselbe Embryo. Ein Stück des langen, von der Basalplatte ausgehenden Stranges, der in seiner ganzen Länge aus an einander gereihten Zellen besteht, deren Zellgrenzen jedoch nicht kenntlich sind. Die Kerne sind gleichmäßig gestreckt, an ihren Polen sieht man häufig im Plasma Anfänge zur Bildung hellglänzender Cylinder, aber diese Differenzirung ist nirgends zu einer zusammenhängenden Formation durchgedrungen. Das Mesoderm zeigt viel sparsamere Kerne als der Strang selbst. Vergr. 480.

Fig. 18. *Pristiurus melanostomus.* Embryo von unbestimmter Länge, ca. 35—40 mm. Präparat XV 557, I. Horizontalschnitt, welcher zwei bereits zu wirklichen Nerven entwickelte Stränge aus dem Gebiet der Ampullen des N. ophthalmicus superficialis darstellt. Die Kerne sind weiter von einander gerückt, als bei jüngeren Embryonen, und die hellglänzenden Cylinder, welche von jedem einzelnen Zellbezirk hergestellt werden, scheinen sich bereits an einander gefügt zu haben und eine durchgehende Nervenfaser zu bilden. Das Mesoderm umgiebt diese Stränge oder Fasern genau so, wie in früheren Stadien, ehe die hellglänzenden Cylinder zu erkennen waren. Vergr. 480.

Digitized by Google

# Inhaltsangabe.

18. Studie. **Die Occipitalsomite bei verschiedenen Selachierembryonen. Thatsächliches** (pag. 1—82).

Einleitung (pag. 1—4). — Traditionelle Auffassung, dass die Größe der Urwirbel rostralwärts zunähme (1). VAN WIJHE, Hauptbegründer derselben; zweifelhaftes Verhalten der *Torpedo*-Embryonen (2—3). Nothwendigkeit erneuter Prüfung; Gegensatz der ontogenetischen und vergleichend-anatomischen Stellung zu morphologischen Problemen; Bezeichnungsweise der Somite im Einklang mit FÜRBRINGER und BRAUS (3—4). Eigene Untersuchungen.

A. *Mustelus laevis.* Sagittalschnitte (4—10). Horizontalschnitte (10—17). Anlage ventraler Nerven (14).

B. *Mustelus vulgaris.* Sagittalschnitte (17—19). Horizontalschnitte (19—21). Anlage ventraler Nerven (22—25).

C. *Heptanchus cinereus.* Enttäuschung der Erwartungen, besondere Aufschlüsse aus der Ontogenie der Notidaniden zu gewinnen; nicht ausreichendes Material (25). Dorsale Blasenbildung der Somite; ventrale Nerven und dorsale Ganglienreste (26—27). Ramus recurrens des N. abducens, der den M. subspinalis innervirt (28).

D. *Torpedo ocellata.* Anfänge der Theilung des Mesoderms in Urwirbel (29). Schwierigkeiten, die ersten Urwirbel richtig zu benennen (29—30). Missbildung (31). Ungleichheit der Zahl der Urwirbel auf den beiden Seiten desselben Embryos (32—33). Ungleichheit der Zahl der Urwirbel auf den verschiedenen Horizontalebenen desselben Embryos (34). Unsicherheit in der Bestimmung des Anfangs der Vornierenbildung (37). Incongruenz der Occipitalsomite bei Squaliden und *Torpedo*; Schwierigkeit der Bezeichnungsweise FÜRBRINGER's (38). BRAUS' Auffassung vom »Wandern« der Occipitalsomite (39). Ventrale Occipitalnerven (40). Dorsale Spinalganglienreste der Vagusplatte (40—42).

E. *Torpedo marmorata.* Schwierigkeiten der Beschaffung von Embryonen. Sagittalschnitte (43—49). Ungleichheit der Größe der Occipitalurwirbel (44—46). Allmähliches Eindringen unregelmäßiger Furchen zur Sonderung der Urwirbel; Hemmung dieses Vorgangs, wodurch Verschmelzung entsteht, zumal am Vorderkopf (46). Weitere Ungleichheit der Größe der Kopfurwirbel (47). Ungleichheit der Verschmelzung auf lateraler und medialer Seite (48). Ganz kleine, interpolirte Urwirbel (49). Horizontalschnitte (49—52). Ausbleiben der Trennung in Urwirbel an den lateralen Theilen des Vorderkopfmesoderms. Vermuthliche Ursache Raummangel durch Kopfbeuge (50). Weitere Ungleichheiten in der Größe der Occipitalsomite (51).

F. *Scyllium canicula.* Sagittalschnitte (52—59). Unregelmäßigkeit der äußeren Gestalt der Urwirbel (52). Unklarheit der Mesoderm-Metamerisation (53—55). Anklänge an die Formation der Occipitalsomite von *Torpedo*, wodurch dessen größere Ursprünglichkeit wahrscheinlich wird (55), nochmals die Anschauung von BRAUS über das »Wandern« der Occipitalsomite nach vorn; in Wirklichkeit schieben sich die Vagusganglien nach hinten (56—59). Horizontalschnitte (59—60). Anlage dorsaler und ventraler Occipitalnerven (60).



Digitized by Google

G. *Scyllium catulus*. Sagittalschnitte (61—64). Gliederung des Vorderkopfmesoderms (61). Ähnlichkeit mit *Torpedo* (62). Horizontalschnitte (65—68). Absonderung eines Theils der Vagusfasern (Accessorius) durch die Cutislamelle des Somits *u*, auch darin Ähnlichkeit mit *Torpedo*; Unwahrscheinlichkeit, dass es zwei verschiedene Typen der Metamerisation bei Squaliden und Batoiden gäbe (65—68). Dorsale und ventrale Occipitalnerven (68).

H. *Pristiurus melanostomus*. Große Variabilität und Unregelmäßigkeit der Somitbildung (69). Sagittalschnitte (69—77). Horizontalschnitte (77—80). Besonders junge Embryonen von 0,8—9 mm Länge. Anzeichen uranfänglicher Gliederung in Urwirbel auch am Vorderkopf (80—81). Anzeichen einer Gliederung des Ectoderms derselben (82).

19. Studie. **Vagus und Lateralis bei Selachierembryonen** (S. 82—138).

Einleitende Bemerkungen über den gegenwärtigen Stand der Frage nach dem Ursprung der Kopfganglien, FRORIEP, BEARD, GORONOWITSCH (82—84).

A. Entwicklungsphasen der Vagusplatte bei *Torpedo ocellata* (84—115).

Anlage der Vagusplatte bei einem 4 mm langen Embryo (84). Scheidung in einen vorderen Abschnitt (Glossopharyngeusplatte) und einen hinteren (die eigentliche Vagusplatte) (85). Scheidung derselben in eine mediale und laterale Lamelle (86). Bildung der Vagusspinalganglien (88—103), abgetrennte Fasern der Vagusplatte an ihrem Hinterrande (Accessorius) (92). Durchbrechung der Vagusplatte durch Wucherungen der Cutislamelle der Somite (93). Netzstructur und Plasmadifferenzirung der Zellen der Vagusplatte (94). Beginn der Faserverbindung zwischen Medullarrohr und Vagusplatte (95). Ventrale Spinalnerven in Verbindung mit den Vagusspinalganglien (96). Wucherungen an dem Ganglienleistentheil des Glossopharyngeus (98) Weitere Vorgänge zur Faserverbindung zwischen Medullarrohr und Vagusplatte (99). Zutritt von Placodenzellen zum Glossopharyngeus (100). Abgliederung der einzelnen Ganglien der Vagusplatte durch Cutiselemente (101). Endliches Schicksal der Vagusspinalganglien (102). Merkwürdige Glossopharyngeus- und Vagusspinalnerven (102—103). Bildung der motorischen Seitenhornfasern (103—109). Bedeutung der Placodenzellen für die Bildung der Vagusganglien und ihrer Nerven (110—111). Beginn der Lateralisbildung im Ectoderm, des Schleimcanalastes des Glossopharyngeus und der Lateraliswurzel (111—115).

B. Entwicklungsphasen der Vagusplatte bei *Mustelus vulgaris* (115—138).

Keine Spur von Vagusspinalganglien (115). Vagusplatte bei Embryonen von 9 mm Länge, gleichfalls aus medialer und lateraler Lamelle bestehend (116). Wachsthum der medialen Lamelle geringer als das der lateralen, zu welcher bereits Placodenelemente getreten sind (117). Unsicherheit über Beginn der Faserbildung (118). Bildung der motorischen Seitenhornfasern im Innern des Medullarrohres an Querschnitten beobachtet (119—121). Plasmatische Brücken zwischen Vagusplatte und Medullarrohr (121—122). Beginn der Differenzirung von Achsencylindern (122). Langsames Wachsthum der motorischen Seitenhornfasern in der medialen Lamelle der Vagusplatte (122—123). Beginn der Lateralisbildung im Ectoderm (123). Plasmaverbindungen zwischen

Digitized by Google

Medullarrohr und Vagusplatte (124). Zunahme der weißen Substanz im Medullarrohr, Bildung der Achsencylinder in derselben (124). Trennung der medialen Lamelle in die einzelnen motorischen Nerven des Vagus (125). Verbindung des Lateralis mit den Vagusganglien (125). Bildung der Seitenlinie als canalartige Vertiefung des Ectoderms (126). Bildung der »Tasche«, d. h. des nach hinten an Rumpf und Schwanz wachsenden Theils des Lateralis (127). Allmähliche Zunahme des Lateralis durch Umwandlung von Ectodermzellen der Seitenlinie zu Nervenfasern (128—129). Möglichkeit, dass einzelne dieser Lateraliszellen sich zu Ganglienzellen entwickeln (130). Eindringen der Vagusfasern in das Innere des Medullarrohrs (130) und Auseinanderdrängen der Medullarzellen durch dieselben (131). Lateraliswurzeln an der dorsalsten Kuppe der Glossopharyngeusplatte (132—135). Dorsalwärts gerichtete Zellstränge an den letzten Vaguswurzeln (135).

Zur Entwicklung des Lateralis bei *Heptanchus* (136—137).

Ganglienartige Ansammlungen von Ectodermzellen hinter der Vagusplatte an den Lateralisfasern (136—137).

Über eine specifische Verbindung des Glossopharyngeusganglions mit dem 1. Vagusganglion bei Embryonen von *Scymnus lichia* (137—138).

20. Studie. **Die Schwann'schen Kerne, ihre Herkunft und Bedeutung. Erwiderung an A. v. Kölliker** (138—186).

Kurze Recapitulation der Ergebnisse der 17. Studie »Nervenfaser und Ganglienzelle«. Erklärung meiner nachträglichen Zweifel über dieselben (138—140). Kölliker's Widerspruch (140). Beard's Rechtfertigung, der ich nicht unbedingt zustimmen kann (141). Kurze Recapitulation der 19. Studie (142). Remak-His-Kölliker'sche Ausläufertheorie; Hensen-Sedgwick-Gegenbaur-Fürbringer'sche Theorie vom uranfänglichen Zusammenhang der Nervenfasern mit ihren Endorganen im Embryo (143). Ectodermale Zellbrücken zwischen Kopfganglien und Schleimcanalectoderm (144—145). Befunde an Selachiern seit Balfour zu Gunsten der Zellkettentheorie (146). Zweifel, ob die Kerne an den entstehenden motorischen Nerven ectodermatisch oder mesodermatisch sind; Entscheidung durch die Schleimcanalnerven möglich (147—149). Thatsächliche Vorgänge bei ihrer Bildung (149—153). Ihre Unerklärlichkeit bei Annahme, dass die dabei betheiligten Zellen mesodermatisch seien (154—158). Das erste Gegenargument Kölliker's unzulänglich (158). Hensen und Goette über die Bildung von Nervenfasern aus Parenchymzellen resp. interstitiellem Bildungsgewebe (159—160). Das zweite Argument Kölliker's auf zweifelhafte Beobachtungen gegründet (160—163). Das dritte Argument zweideutig und unzureichend (163—164). Das vierte Argument, auf die Entstehung motorischer Nerven basirt, beweis-unkräftig wegen Schwierigkeit des Ursprungsnachweises der ihnen angehörigen Kerne (164—166). Die Abweichung der Ausläufertheorie schließt nicht die Annahme der Theorie vom uranfänglichen Zusammenhang von Nerv und Muskel ein (167). Formulirung der letzteren durch Hensen (167—169). Die Thatsachen der Schleimcanalnervenbildung damit confrontirt (169—170). Hensen's Theorie durch vergleichend-anatomische Gesichtspunkte gestützt (171). Gegenbaur's Aussprüche zu ihren Gunsten und gegen

Digitized by Google

His und Goette (172). Fürbringer erklärt sich gegen His (173) und erwartet von der Untersuchung des *Amphioxus* Aufklärung (174). Meinerseits schlage ich die Seitenhornfasern als Prüfstein für Hensen's Theorie vor (175). Zurückweisung der Bedenken a priori gegen das freie Auswachsen von motorischen Nerven (176—179). Unterschiede zwischen den Erscheinungen bei Selachiern und anderen Vertebraten (180). Harrison's Untersuchungen der motorischen Nervenentstehung bei Salmoniden (181—184). Anhang: Gurwitsch's Arbeit über die Bildung der Schwann'schen Scheide am Ischiadicus von Schafembryonen (184—186).

21. Studie. **Theoretisches über Occipitalsomite und Vagus. Competenzconflict zwischen Ontogenie und vergleichender Anatomie** (186—263).

Ausgangspunkt der Untersuchungen über die Occipitalsomite (186—188). Die Lehre vom Größerwerden der Somite in frontaler Richtung ist irrig; es giebt am Kopf vielfach sehr kleine Somite (188). Rabl's Standpunkt kritisirt (189). Ursachen der Unregelmäßigkeit in der Bildung der Kopfsomite in ihrer Functionslosigkeit zu suchen (190—193). Unterschiede in der Zahl der Occipitalsomite bei Squaliden und *Torpedo*; da erstere nach Fürbringer und Braus »primitiver« seien, soll *Torpedo* »cänogenetische« Erscheinungen darbieten (193—194). Bestätigung meiner Angaben in der 15. Studie und Nachweis eines dabei von mir begangenen Fehlers durch Killian und Severtzow (194). Tendenz der vergleichenden Anatomie, unbequeme Argumente der Ontogenie durch das Schlagwort »Cänogenie« zu beseitigen (195). Wie lässt sich die größere Zahl der Somite bei *Torpedo* gegenüber den Squaliden erklären? Severtzow's Alternative (196—198). Schädelproblem und Kopfproblem (198—199). Bedeutung der Vagusplatte, Vornierenanfang und Ohrblase als topographisch wichtige Punkte (200). Unvollkommene Theilungen der Kopfsomite schon im allerersten Anfang zu constatiren (201). Schwierigkeiten ihrer Zählung (202). Severtzow's Hypothese des Einflusses der Körpergröße auf die Zahl der Kopfsomite unzureichend (203). Die Ungleichheit der Zahl der Kopfsomite zwischen *Torpedo* und den Squaliden erklärt sich durch die größeren Verschmelzungsprocesse bei letzteren, nicht durch die unbegründete Annahme eines nachträglichen Einrückens von Rumpfsomiten in den Kopfbezirk bei *Torpedo* (204—206). Severtzow's Argumente für die vorausgesetzte Reduction der Kopfsegmente, die ihm zufolge nur am Ende der Reihe, nicht in der Mitte stattfindet (206—207). Irrthümliche Verwendung des M. rectus externus für diese Argumentation (208). Motive für die Verschmelzung der ursprünglichen Kopfsomite in dem Aufhören der Beweglichkeit der Segmente (210). Die Schwierigkeiten des ganzen »Problems« liegen nicht in den Thatsachen, sondern in den bisher geltenden Doctrinen (211). Gegenbaur's Unterscheidung von palingenetischen und cänogenetischen Abschnitten des Kopfes und seine Argumente dafür (211—215); der M. trapezius (216—217). Seine Bedeutung für diese Fragen (218—219). Gegenbaur fußt auf der Vergleichung mit *Amphioxus* und glaubt daraus, ein »Vorrücken von Rumpfsomiten in den Kopfbezirk« als eine Thatsache ableiten zu können (219—225). Ontogenie und vergleichende Anatomie über den Vagus; Inconsequenzen der letzteren (224). Doctrina-

Digitized by Google

rismus FÜRBRINGER's in dieser Frage (225), der von cänogenetischen Verkürzungen spricht, die vor der sicheren Instanz der vergleichenden Anatomie nicht bestehen können (226). Die Lehren der vergleichenden Anatomie über die Homodynamie der Vagus- und Spinalganglien und über die Natur der »unteren« Vaguswurzeln halten den ontogenetischen Kriterien nicht Stand (227—228). KUPFFER's Entdeckung spinalartiger Nerven am Kopf des *Ammocoetes*; GEGENBAUR's Kritik derselben (228—229). KUPFFER's Entdeckung durch die in der vorliegenden Arbeit nachgewiesenen Vagusspinalganglien bei *Torpedo* bestätigt, es handelt sich dabei nicht um cänogenetische, vielmehr um durchaus palingenetische Zustände (230). FÜRBRINGER's weitere Erklärungen über die primitive Unzusammengehörigkeit der Myotome und Seitenplatten in der Vagusgegend (231) und seine Auffassung des Accessorius Willisii (233). Weitere Gegensätze vergleichend-anatomischer und ontogenetischer Argumentationen bezüglich des M. obliquus superior und der Trochlearis-Kreuzung. FÜRBRINGER's Doctrin vom »Überwandern« dieses Muskels aus einem Antimer in das andere; die dagegen stehenden ontogenetischen Befunde beruhen ihm zufolge auf »cänogenetischen Vorgängen«, die über den wirklichen Thatbestand täuschen (234—236). Erklärung FÜRBRINGER's über das Verhältnis der vergleichenden Anatomie zur Ontogenie (237). An FÜRBRINGER gerichtete Fragen, wie man sich das »Überwandern« des M. obliquus superior aus einem Antimer in das andere begreiflich machen solle (237—239). Thatsächliches über die ontogenetischen Vorgänge bei der Bildung des M. obliquus superior und des Trochlearis (239—240). Zurückweisung der Erklärungsversuche durch Cänogenese (241). Die Quellen dieser Irrwege der vergleichenden Anatomie sind in GEGENBAUR's Anschauungen aus dem Jahre 1871 zu suchen (241—243). Bedeutung der neueren Untersuchungen über die Entwicklung des peripherischen Nervensystems für die Ermittlung der Metamerisation des Kopfes (244—248). Das Princip der Substitution von Organen (249). Zurückweisung jeder Homodynamie zwischen Spinalganglien und aus den Placoden stammenden Kopfganglien (251). Wahrscheinlichkeit, dass die Ganglienleiste und die Placoden des Kopfes mit dem Seitennerven zwei ursprünglich coordinirte, receptorische Nervensysteme gebildet haben (251—252). Abweichende Auffassungen GEGENBAUR's und FÜRBRINGER's von der Bedeutung der Kopfnerven (253—255). Schwierigkeiten der Ermittlung urgeschichtlicher Beziehungen der Seitenhornnerven zur Seitenplattenmuskulatur (256). Widerlegung meiner eignen in der 15. Studie geäußerten Vermuthung über Homodynamie und Alterniren der Vorderhorn- und Seitenhornnerven (257). Missverständnis von BRAUS bezüglich meiner damaligen Auffassung (258). Nochmalige Zurückweisung der Ansprüche der vergleichenden Anatomie, als höhere Instanz in morphologisch-phylogenetischen Fragen zu gelten (260—263).

Litteraturverzeichnis (263).

Tafelerklärung (265).

Digitized by Google

Digitized by Google

# Il fegato dei Molluschi e le sue funzioni.

## Ricerche prevalentemente microscopiche.

Per il

**Dott. Paolo Enriques.**

Con le tavole 16—18.

## I. Introduzione.

Nonostante che sul fegato dei Molluschi, e specialmente nel gruppo dei Gasteropodi, siano state fatte numerose ricerche, è necessario riconoscere che ben poco è finora noto, sia relativamente alla struttura, sia relativamente alla funzione di quest' organo. Quanto alla struttura, la sua grande varietà, anche in specie relativamente affini, e d'altra parte, in tutte una grande complessità, sono causa delle nostre scarse conoscenze in proposito, conoscenze anche molto difficili ad acquistare per le difficoltà tecniche assai notevoli; quanto alla funzione, o meglio alle funzioni, di questo fegato, non è da meravigliarsi che le nostre notizie siano incomplete; giacchè in generale nel campo degli animali invertebrati gli studii della morfologia hanno avuto fino ad ora una notevole preponderanza, rispetto a quelli della fisiologia; a vero dire si sono, in questo caso speciale, dedicati a ricerche fisiologiche un certo numero di sperimentatori, ma non di rado furono fuorviati e tratti in inganno da un antico pregiudizio, consacrato anche nel nome dell' organo, e consistente nel supporre questo fegato dei Molluschi simile nei suoi rapporti funzionali coll' organismo al fegato degli animali superiori. Onde fatti veri vennero male interpretati, e fatti non veri furono ritenuti tali, venendo tratto in errore perfino Claude Bernard. Ma io non farò un riassunto storico completo dell' argomento, cosa poco utile sia per le notizie contradditorie che verrebbero in campo, sia perchè nei lavori di Barfurth e di Frenzel di cui discorrerò fra breve, sono riportati i principali resultati dagli



Digitized by Google

altri ottenuti. E preferisco di cercare di discernere, tra questi, i veridici dai fallaci, per dare con un rapido cenno una sintesi del concetto del fegato dei Molluschi e in special modo dei Gasteropodi, quale si può derivare dai dati sparsi.

Quanto alla anatomia, topografia e struttura generale del fegato, di cui già si occuparono SCHLEMM (44), KARSTEN (45), MECKEL (46), LEYDIG (50) in modo soddisfacente, poi BARFURTH per i Gasteropodi (83), e molti altri, è ben noto come quest' organo ghiandolare sia il più importante per dimensioni, in tutti i Molluschi, tra le altre ghiandole, e come abbia rapporto coll' intestino in quella parte di esso che viene subito dopo lo stomaco, vale a dire colla sua prima porzione. Nei Cefalopodi tale rapporto consiste in due canalini, in generale assai lunghi e sottili, che dal fegato arrivano all' intestino. Nei Gasteropodi i rapporti sono molto più intimi, in quantochè le comunicazioni sono ampie e numerose, come verrà poi estesamente descritto.

Tutto l'organo è una ghiandola tubulare ramificata, e i fondi dei tubuli sono più o meno da considerarsi come veri acini, secondo gli animali.

I due sottili canalini dei Cefalopodi ne rappresentano i dotti escretori; nei Gasteropodi sono le larghe comunicazioni, i dotti ampii che si aprono nel canale digerente senza uscire dalla massa epatica, che hanno lo stesso significato. Negli Acefali si può dire che si hanno condizioni intermedie.

Embriologicamente già da LEYDIG è noto che il fegato deriva dalla parete intestinale.

Uno studio accurato delle varie specie di cellule epatiche si può dire che sia stato fatto la prima volta da BARFURTH e, più estesamente, da FRENZEL (83, 86, 93). Giacchè le ricerche precedenti (MECKEL, 46 ecc.) lasciano dubbii di interpretazione, nè si riesce bene a fare corrispondere le distinzioni degli autori a quelle che l'osservazione propria e diretta suggerisce. Sembra dunque, per le ricerche specialmente di FRENZEL, che siano tre le specie di cellule nel fegato dei Molluschi. Egli non crede di farne un numero maggiore e le ritiene in tutti i Molluschi tra loro rispettivamente omologhe, salvo la mancanza di una o anche di due di queste categorie di elementi, in una determinata specie o in un determinato gruppo.

Una analoga distinzione è fatta anche dal BARFURTH (83) ma per i soli Gasteropodi da lui studiati.

Digitized by Google

Biedermann & Moritz (99) seguono, con nomi diversi, la stessa divisione.

Dai resultati da loro ottenuti si può, nei Gasteropodi, dare una definizione molto netta di queste tre specie, definizione che vale assai più che non i loro semplici nomi:

1) Leberzellen (Barfurth) = Körnerzellen (Frenzel) = Resorptionszellen (Biedermann & Moritz) = Cellule contenenti un pigmento solubile in alcool e xilolo.
2) Fermentzellen (Barfurth) = Keulenzellen (Frenzel) = Cellule contenenti un pigmento insolubile tanto in alcool quanto in xilolo.
3) Kalkzellen (Barfurth) = Cellule senza pigmento (salvo eccezioni), contenenti per lo più delle sferule refrangenti che possono riempire completamente il corpo cellulare.

Nei Cefalopodi mancano quelle della prima specie, e quelle della seconda non presentano nettamente il carattere di insolubilità (questo aggiungo io); negli Acefali, secondo Frenzel, mancano le seconde; dimostrerò che siamo invece nello stesso caso che nei Cefalopodi. In ogni modo mancano in generale, negli Acefali, anche le Kalkzellen.

Passando alla parte fisiologica, qua le questioni sono assai più intricate. Due funzioni sono state dimostrate: la secrezione di fermenti digerenti e una funzione glicogenica da paragonarsi a quella del fegato degli animali superiori.

Quanto all' azione digestiva, Fredericq (82) ottenne delle digestioni artificiali di fibrina con succo intestinale (quando la reazione è neutra o alcalina; se acida, no) di *Arion*, Krukenberg ottenne la digestione delle sostanze proteiche anche in reazione acida (acidi organici); Barfurth pure in reazione alcalina, neutra o acida, con estratti acquosi di fegato (*Arion*).

Le cellule secernenti sarebbero, per Barfurth, le Fermentzellen, per Frenzel anche le Leberzellen; opinione nella quale non convengono Biedermann & Moritz.

Il glicogeno è stato trovato per la prima volta, come negli altri animali, così anche in questi, da Claude Bernard (53). Barfurth (85) lo ha studiato ampliamente, nella chiocciola, ritrovandolo istologicamente tanto nel connettivo che nelle cellule del fegato. Scompare col digiuno e ricompare dopo che l'animale (*Limax*, *Helix*) ha mangiato alimenti ricchi di idrati di carbonio.



Digitized by Google

La quantità di glicogeno che si trova nel fegato è in generale maggiore di quella che si trova in tutto il resto del corpo.

Barfurth accenna alla possibilità che gli alimenti penetrino nel fegato dei Gasteropodi, il quale funzioni come organo assorbente. Ma non porta alcun argomento in proposito, per quanto la comparsa del glicogeno nelle Leberzellen dopo un pasto tenda a far sospettare questa cosa. La quale è ammessa da Biedermann & Moritz, dalle cui ricerche resulta che anche il grasso si trova in queste cellule dopo l'alimentazione (*Helix*).

Quella funzione che è stata più discussa è la produzione di bile (acidi e pigmenti biliari), la funzione escretoria. Qua è che probabilmente cadde in errore anche Claude Bernard, ritenendo che tale produzione esista nel fegato dei Molluschi; Hoppe-Seyler, Krukenberg, Barfurth non hanno trovato nè acidi nè pigmenti biliari. Però sostiene Barfurth una funzione escretoria di corpi pigmentati (quelli scolorabili dall' alcool, delle Leberzellen) e ritiene che anche il pigmento delle goccie di secreto abbia un significato funzionale di escrezione, come i pigmenti biliari negli animali superiori. La prima asserzione è negata da Frenzel, che ritiene anche le Leberzellen secernenti un fermento. Le due opinioni, come dimostrerò, sono ambedue ugualmente errate. Quanto alla seconda asserzione, è perfettamente gratuita, e nulla la dimostra.

Cuénot (99) ha fatto delle esperienze con sostanze coloranti iniettate nella cavità del corpo, le quali si raccoglierebbero nelle Leberzellen, funzionando esse, secondo la sua interpretazione, da organi di escrezione. Non è però questa una prova sufficiente che tali cellule siano escretrici anche normalmente, e, del resto, anche nelle sue esperienze l'interpretazione dei risultati può essere discussa.

Ricerche spettroscopiche sui pigmenti epatici son state fatte, dopo quelle di Krukenberg, da MacMunn e da Dastre & Floresco (98); esse hanno dimostrato l'esistenza della clorofilla nel fegato. Dastre descrive la clorofilla del fegato dei Molluschi come perfettamente eguale a quella delle piante. In quale stato si trovi la clorofilla nel fegato, in quali cellule, in che modo vi giunga e che cosa ne succeda, non risulta dalle ricerche dei precedenti autori. Anzi, essi stessi discutono se sia veramente clorofilla o no.

Bottazzi, nel suo recente lavoro (01), contemporaneamente al quale furono condotte le presenti ricerche, ha studiato in modo particolare l'*Aplysia limacina*. Non ne riferisco qui tutti i risultati,

Digitized by Google

giacchè ne verrà spesso parlato nel testo. Egli ha ottenuto tanto col succo gastrico quanto coll' estratto epatico in vitro la digestione di idrati di carbonio e di corpi proteici, questa non dimostrata direttamente, ma per il fatto che la clorofilla dell' *Ulva lactuca* assoggettata all' azione di quei succhi, veniva precipitata in minuti granuli; ciò che, secondo la sua interpretazione, richiede la digestione delle sostanze proteiche con cui la clorofilla è normalmente combinata nel cloroplasto. Altro tra i principali suoi resultati è l'aver dimostrato che nel fegato si trova un acido derivato dal pentosano (idrato di carbonio dell' *Ulva*), da cui avrebbe origine per ossidazione operata dal metabolismo cellulare. Glicogeno non esiste nell' *Aplysia*.

Ma di ciò e del resto verrà in seguito discorso.

## II. Concetto della ricerca e tecnica.

Vi è dunque contesa tra i precedenti ricercatori sulla funzione del fegato dei Gasteropodi. Se esso sia un organo solo secernente (ghiandola digestiva), come vuole il Frenzel, o anche escretore (Barfurth) non è dimostrato. Gli argomenti portati in campo sono insufficienti per decidere la questione. Che abbia quest' organo una funzione assorbente, come han fatto pensare i rapporti molto suggestivi coll' intestino e la supposta penetrazione degli alimenti nei canali epatici, non è stato ancora dimostrato, tranne che per il grasso (Biedermann & Moritz), e nemmeno con tutta certezza.

Come si vede dunque, è tutto sospeso fino ad ora, ed anche in quanto all' ipotesi di cellule secernenti un fermento esistenti nel fegato, nessun argomento ha fornito l'analisi microscopica in aggiunta a quella che le esperienze di digestione artificiale hanno dato. Di più, anche la semplice cognizione istologica di quest' organo non è che addirittura incompleta.

L'intraprendere delle ricerche sul fegato dei Gasteropodi non è dunque opra vana, se si possa aggredire con esse anche solo qualcuna delle tante questioni ancora pendenti. E a dir vero il risolvere questioni di questo genere, se alcune gocce o granuli abbiano il significato di secrezione, di escrezione o di assorbimento, è un problema che, a parte le difficoltà tecniche che si possano incontrare, dal punto di vista del ragionamento sperimentale si presenta come assai facile. Naturalmente la semplice osservazione del fegato (sia a fresco, sia con sezioni), senza preoccuparsi delle condizioni di nutrizione degli animali esaminati, non può dir nulla; se le gocce

Digitized by Google

o i granuli, che si trovano nelle cellule epatiche, i quali si presentano all' osservazione microscopica sotto aspetti così marcati, così caratteristici, come fossero fatti apposta per servire di guida al ricercatore, se queste gocce o granuli, come è probabile a priori, data la supposizione che rappresentino una qualunque delle funzioni sopa citate, cambiano o di numero o di qualità, di aspetto, di grandezza, per qualsiasi carattere insomma, in seguito alla funzione stessa che rappresentano, il determinare in modo preciso e sicuro in quale momento e in quali condizioni ciò avviene, ed in che modo, è mai possibile che non debba fornire argomenti sufficienti per decidere la questione? Se si tratti di gocce o grani di fermento secreto, queste forme potranno aumentare o diminuire col lungo digiuno, non possiamo prevederlo. Ma certamente non si dovranno trovare in condizioni normali eliminate colle feci, e probabilmente dovranno essere abbondanti quando l'animale si disponga spontaneamente a mangiare con voracità, molto scarse quando egli rifiuti il cibo o sia subito sazio. Se si tratti di gocce o grani rispecchianti in qualsiasi modo una funzione di assorbimento, dovranno trovarsi abbondanti dopo un lauto pasto, in epoca di avanzata digestione, diminuire più tardi col digiuno. E così via.

Partendo da questi concetti, mi son posto allo studio della funzione delle cellule epatiche dei Gasteropodi colla convinzione che dati per risolvere le questioni sospese dovevano saltar fuori subito dai dati della osservazione microscopica, appena fosse fatta una ricerca sistematica. La cosa essenziale era, per me, di riconoscere con precisione in quale momento della digestione e stato di nutrizione ciascun animale si trovava al momento dell' osservazione microscopica. Ciò che non è difficile, dopo un po' di pratica, esaminando attentamente le condizioni del canale digerente e del suo contenuto, ciò che è facilissimo quando gli animali siano da lungo in laboratorio ed assoggettati a condizioni note. Perciò, mentre da un lato gli animali freschissimi, presi appena dal mare, mi fornivano i dati di quello che in essi avviene nelle condizioni di vita normali, d'altro lato quelli assoggettati ad esperienze in laboratorio, se non rispecchiavano condizioni altrettanto normali, mi fornivano però sia degli importanti argomenti per gli aspetti anormali riscontrati, sia il mezzo per bene interpretare i dati dell' osservazione di animali freschi, in condizioni di nutrizione ignote, aiutandomi a indovinare, o meglio a capire quali queste condizioni ignote fossero. Le esperienze di laboratorio erano tutte tecnicamente semplicissime,

Digitized by Google

giacchè si trattava di dare da mangiare agli animali o di non darlo. Erano, d'altra parte, complicate, perchè ricercavo di ottenere la maggiore varietà che fosse possibile nelle condizioni di alimentazione e di nutrizione. Per esempio, di diversi animali venuti dal mare, uno ne osservavo subito, un altro dopo un giorno di digiuno, due, tre, più giorni. Alcuni facevo mangiare dopo un giorno di digiuno, o dopo due o tre, o dopo un digiuno lunghissimo, e li esaminavo subito dopo il pasto, o dopo qualche tempo o dopo molto tempo. E il pasto poteva essere lungo ed abbondante secondo la fame dell' animale, o breve e scarso, secondo la mia volontà. A volte, dopo il digiuno lasciavo che gli animali rimangiassero per più giorni a loro volontà, o due o tre volte ad una certa distanza, secondo la mia.

In questo modo ho potuto stabilire con sicurezza fatti che altrimenti mi sarebbero sfuggiti, come erano sfuggiti o erano stati fallacemente interpretati dai precedenti ricercatori, che troppo si erano contentati della osservazione pura e semplice, e, spesso, anche troppo limitata e ristretta.

Quanto alla classificazione delle cellule epatiche ho dovuto correggere il concetto schematico delle tre specie di cellule surricordate, le quali, secondo il concetto sinora avutone dai ricercatori avevano come ciascuna una qualità propria, un carattere di individualità conservato attraverso alle varie specie animali; in una parola, in ciascun animale si ricercava se vi fossero tutte e tre le specie o se qualcuna ne mancasse. Falso è questo procedimento e questo concetto, che trova il suo massimo sviluppo nei lavori del FRENZEL. Nella *Pleurobranchaea Meckelii* vi è una quantità di forme differenti, tra cui alcune potrebbero avvicinarsi a un tipo, altre a un altro tipo o a due insieme, della classica divisione; ed invece tutte le forme sono stadii di un solo tipo di cellule le quali in quell' animale assumono nei varii momenti del loro sviluppo aspetti e probabilmente funzioni differenti. Altrove il numero delle specie di cellule distinte tra loro è anche maggiore di tre (4 — *Aplysia*) probabilmente realmente distinte tra loro, o maggiore di quello che si credeva (3 nei Cefalopodi invece che 2 secondo il FRENZEL).

Ma è specialmente nello studio delle funzioni cellulari che il metodo da me seguito mi ha portato a nuove conclusioni, giacchè ho potuto dimostrare una nuova funzione nell' epitelio epatico, quella di assorbire (nell' *Aplysia*) grossi pezzi di cellule vegetali soltanto incominciati a digerire, trasformandoli poi per

Digitized by Google

digestione endocellulare. Ciò che da un lato spiega l'origine e dimostra senza dubbii la vera natura della clorofilla epatica, d'altro lato tronca la questione relativa ai »Körner« delle Körnerzellen (Frenzel) su cui verteva discussione, senza che nessuno avesse portato veri argomenti dimostrativi della propria ipotesi.

Nello studio delle secrezioni, seguendo il processo di formazione dei secreti e le condizioni in cui si formano e si consumano, ho potuto dimostrare per via indiretta che esse veramente contengono i fermenti e le altre sostanze attive nella digestione. E da questi processi di formazione ho anche potuto fare deduzioni anatomo-comparative che molto mi hanno guidato nello studio specialmente della *Pleurobranchaea*, e mi han fatto correggere varie identificazioni del Frenzel (che nelle ostriche diceva contenere il fegato soltanto Körnerzellen; si tratta invece delle sue Keulenzellen).

Lo stesso metodo, applicato con tecnica diversa allo studio della meccanica della digestione, specialmente nella *Aplysia*, su cui poche cose invero si sapevano, e tra queste le più di aspetto molto strano (erano infatti interpretazioni errate), mi ha condotto a risolvere, almeno nelle sue linee generali, il complicato problema del cammino degli alimenti e dei secreti tra l'intestino, la camera epatica (biliare degli autori) e il fegato, riconoscendo anche quale sia il meccanismo di formazione delle feci, tanto caratteristiche ed eleganti in quegli animali.

---

La tecnica da me adoperata è stata principalmente la tecnica microscopica.

Per lo studio della meccanica della digestione anche in massima parte l'osservazione macroscopica di animali aperti in condizioni di alimentazione note o riconoscibili.

Per le osservazioni spettroscopiche mi son servito di uno dei soliti spettroscopi a tre canocchiali, col prisma nel mezzo. Gli spettri che ho disegnato sono stati ottenuti segnando sulla carta delle divisioni proporzionali a quelle della scala graduata dello strumento, e ponendo le strie di assorbimento in quelle posizioni (sulla carta) che leggevo nella scala dello strumento. Per segnare la posizione delle linee di Fraunhofer, sostituivo alla luce artificiale che traversava la sostanza in esame, la luce del sole, senza cambiare la posizione della scala. Era così facile stabilire la corrispondenza delle strie, come del resto si suole sempre fare.

Digitized by Google

La tecnica microscopica per lo studio del fegato dei Molluschi (e i Gasteropodi sono in prima linea) è sotto ogni riguardo molto difficile e delicata. Ciò è ben noto a tutti quelli che si sono occupati dell' argomento, e più di una volta anche BARFURTH, il cui lavoro appare essere molto serio e accurato, rinunzia a risolvere alcune questioni, per mancanza di preparati sufficientemente buoni. Per quello che si riferisce alla tecnica delle sezioni, una prima causa di difficoltà grande, come dice anche il FRENZEL, è questa, che quasi tutto il fegato è solubile in acqua. Le sostanze proteiche sono scarsissime, e invece molto abbondanti idrati di carbonio o sostanze affini, solubili. Ed anche quelle sostanze proteiche precipitano difficilmente, tanto col sublimato saturo che col calore. Ne segue che, adoperando fissativi acquosi, anche a caldo, rimane del tessuto epatico solo una trama delicatissima, la cui buona conservazione è, naturalmente, difficilissima. Per evitare quest' inconveniente, ho fatto molte prove con alcool o fissativi alcoolici. Ed ecco che i caratteri proprii di quei composti idrocarbonati, tanto sovrabbondanti, lumeggiano anche qua gli inconvenienti che la tecnica istologica riscontra. Vi è tra essi quel composto pentosico studiato da BOTTAZZI nell' *Aplysia*, e che costituisce un' altissima percentuale del fegato, il quale, finchè è umido, ha consistenza pastosa; ma completamente disseccato è una sostanza molto fragile e dura. Un pezzetto di fegato di *Aplysia*, fissato in alcool (70—100 %), conserva interamente quella sostanza; ma siccome esso viene completamente disidratato, tutto il tessuto diviene fragilissimo e duro; tanto fragile e duro che, per quanto si voglia sacrificare il filo del rasoio, non si perviene affatto a ottenerne sezioni.

Provai, per consiglio del Prof. MAYER, alcooli più diluiti, e il risultato dell' esperienza è il seguente: pezzetti di fegato approssimativamente uguali immersi in alcool a 40 %, 50 %, 60 % e poi condotti gradualmente all' alcool assoluto ecc. fino all' inclusione in paraffina, si tagliano tanto meglio quanto più il primo alcool è diluito. Ma nemmeno l'alcool a 40 % è assai diluito per estrarre tanto pentosano da togliere l'inconveniente della fragilità; mentre, d'altro lato, esso è già troppo diluito per fissar bene il tessuto. Dunque l'alcool puro, a qualunque concentrazione, va escluso. Queste esperienze feci in gran copia nella stagione estiva. Riprovando nella stagione fredda, ebbi qualche differenza. Vale a dire la fragilità e durezza dei pezzi fissati in alcool era minore; attribuisco questo a una minore quantità di quel composto idrocarbonato,

Digitized by Google

in relazione colla più scarsa alimentazione. Tuttavia i resultati erano sempre insoddisfacenti. Tali però che i preparati così ottenuti poterono servirmi per fare alcune reazioni microchimiche, per le quali la perfetta conservazione istologica non era necessaria. Il sublimato alcoolico, massime con un po' di acido nitrico (1 % — liquido di FRENZEL), rende assai meno fragile il tessuto, ma i resultati non son buoni. Anche FRENZEL si meraviglia di questa minor fragilità in questo caso.

La formalina (2—4 %), i liquidi osmici, cromici, acetici e misti offrono tutti gli stessi inconvenienti del sublimato acquoso.

Ma se quella sostanza è fragile e dura, disseccata, quando è ancora un poco umida ha invece una consistenza che non sembra cattiva per la tagliabilità. Infatti, un pezzetto di fegato disseccato all' aria, ma non completamente, e poi circondato di un po' di paraffina, per metterlo comodamente al microtomo, si taglia benissimo, in fette anche molto sottili; ma non è certamente per questa via che si possono ottenere dei preparati istologici. Però, immergendo un pezzetto di fegato appena tolto in una piccola quantità di una soluzione di gomma e glicerina, o, meglio ancora, iniettando prima la stessa soluzione dentro ai canalini epatici (V. più sotto), in modo che essi non si retraggano, qualche cosa si può ottenere. Quando la gomma-glicerina era assai indurita, solevo toglierne il superfluo e includere il pezzetto di fegato in un poco di paraffina. Provai a porre pezzi di fegato in queste miscele, dopo averli fissati in sublimato acquoso, puro od acetico; ma allora si verificavano gli stessi inconvenienti che coll' inclusione in paraffina.

E veramente i preparati che si ottengono con fissativi acquosi senza speciali avvertenze, sono molto caratteristici. Giacchè tutte le cellule, quasi senza eccezione, vengono portate via e resta solo una sottile impalcatura connettiva, di aspetto irregolarmente poligonale. Tutt' al più si conservano le grosse masse di secreto. Fu solo dopo lunghi tentativi che riuscii a liberarmi da questa condizione così sfavorevole di cose. Feci esperienze tanto con sublimato saturo in acqua o in NaCl 0,5—1 % quanto con sublimato saturo in acido acetico 5 %, nelle quali prendevo diversi pezzetti di fegato, circa uguali, e li mettevo ciascuno in un tubetto, collo stesso fissativo. E poi toglievo uno ad uno i pezzi, dopo tempi diversi, dal fissativo, facendo per tutti gli stessi passaggi e per tempi uguali, fino all' inclusione. Pezzi fissati per mezz' ora e fino a qualche ora, rimanevano assai molli, tanto nel sublimato come nei successivi

Digitized by Google

passaggi, e il resultato finale era completamente negativo: quasi nemmeno una cellula epatica era conservata! Nè molto diversi erano i resultati per una permanenza di 1 o 2 giorni nel fissativo. Però già si avvertiva, toccando il pezzo al momento di toglierlo dal sublimato, che aveva acquistato una consistenza un poco maggiore. Dopo 3 o 4 giorni o anche di più, la consistenza era maggiore al tatto, e nei preparati le cellule finalmente rimanevano, ed anche in buone condizioni. Si deve dunque credere che il sublimato abbia su questo tessuto una lenta azione la quale lo salvi dal disfarsi completamente negli ulteriori passaggi. Quello poi che, con una sì lunga permanenza nel fissativo, riusciva conservato molto bene, era l'epitelio intestinale; esso si conserva assai bene anche con una più breve fissazione, ma con questa fissazione lunga, le ciglia vibratili e i loro prolungamenti nell' interno delle cellule fino ad attaccarsi alla sua base, sono chiarissimi, nonostante che queste cellule epiteliali siano molto strette e stivate tra di loro.

Questi resultati si riferiscono a prove fatte nella stagione estiva (temper. circa 30°). In autunno, quando già la stagione era assai fredda, la dissolvibilità di questi fegati era minore, la loro consistenza allo stato fresco alquanto maggiore. Nè questa fissazione lunga era necessaria, anzi mi dette qualche volta dei discreti resultati una fissazione e dei passaggi rapidissimi (naturalmente su pezzi molto piccoli). Tali differenti proprietà del fegato secondo la stagione non devono destare meraviglia, giacchè esso nell' estate è molto più molle che nella stagione fredda.

In tutto ciò mi son riferito specialmente alla *Aplysia*, nella quale il problema tecnico è più difficile. Nella *Pleurobranchaea Meckelii* non si ottengono mai dei preparati vuoti come nella *Aplysia*. Ma ottenere dei buoni preparati è sempre una cosa molto difficile. Ne ho ottenuti dei buoni dopo una fissazione di 5 o 6 giorni in sublimato saturo. Ma non sempre, anche colla stessa tecnica, gli stessi resultati si ripetevano.

Il fegato dei Cefalopodi (*Octopus*, *Sepia*) si fissa assai bene in liquidi osmio-cromo-acetici (durata 1—2 giorni) o anche in liquido del Müller (lunga permanenza). Meglio però con sublimato, da qualche ora a un giorno. In complesso però è assai più facile che quello dei Gasteropodi.

Tra il sublimato puro e quello acetico non ho in generale riscontrato una notevole differenza nel modo di agire. Il primo però lo preferii senza eccezione nella *Aplysia*, dopo che mi accorsi che

Digitized by Google

gli acidi, anche deboli come l'acetico, distruggevano alcune gocce di secreto.

Dapprima non me ne ero accorto, giacchè anche col sublimato quelle gocce non le vedevo nei preparati: esse venivano distrutte dall' jodio che adoperavo per togliere il sublimato, sia dal pezzo, sia dalle fettine già attaccate sul porta-oggetti (jodio in soluzione alcoolica con un po' di KI). Per evitare questo inconveniente ricorsi al metodo di tenere lungamente immerse le sezioni in alcool, senza mai adoperare jodio. Il sublimato veniva quasi sempre portato via del tutto.

Come liquidi per togliere l'alcool dai pezzi, usai il toluolo o lo xilolo; raramente il benzolo o il cloroformio, ma non riscontrai differenza. Sempre facevo i passaggi gradualmente dall' alcool e toluolo in parti uguali e poi toluolo puro. Dal toluolo passavo in toluolo saturo di paraffina piuttosto molle, che poi riscaldavo lentamente, aggiungendovi anche un altro po' di paraffina; quindi trasportavo i pezzi in paraffina molle fusa, indi in paraffina dura, simile a quella in cui facevo l'inclusione. La permanenza nella paraffina cercavo sempre che fosse piuttosto breve, e raramente lasciai che superasse in complesso le 24 ore.

Facevo sezioni grosse anche 20 $\mu$ quando mi occorrevano lunghe serie senza scopo di fina istologia. La grossezza più comune era di 10—6 $\mu$; ne feci però anche delle più sottili, fino a 3 $\mu$.

Attaccai le fettine al porta-oggetti con l'albumina glicerinata di Mayer quando volevo escludere l'acqua. Salvo questi rari casi, sempre all' acqua, facendo disseccare a 40—45°.

Le sezioni di pezzi inclusi in gomma-glicerina o gomma-sciroppo, se non dovevano passare, dopo attaccate, per liquidi acquosi, le attaccavo alitando sul vetrino, e poi passandovele sopra e leggermente premendole con un pennellino. Ma se dovevano passare per liquidi acquosi, questo metodo era insufficiente, perchè si distaccavano. E allora ricorsi alla gelatina. Ne facevo una soluzione acquosa a 50—60°. Per attaccare le sezioni, posavo il porta-oggetti sopra alla stufetta della paraffina, e quando era caldo vi versavo una goccia di gelatina, che spandevo con un cencio. Sopra posavo le sezioni, e lasciavo disseccare, preferibilmente tenendo sempre il vetrino sulla stufa, non però a diretto contatto col metallo. Dopo disseccato e raffreddato, siccome la gelatina non è solubile nell'acqua a freddo, facevo i passaggi che erano necessari senza che le sezioni si distaccassero.

Digitized by Google

La colorazione la ho sempre fatta sulle sezioni. L'emallume — colore che ho usato più di frequente — mi serviva in generale assai bene. Per lo più la colorazione avveniva meno rapidamente che per gli altri tessuti.

Per le cellule epatiche, doppie colorazioni, per esempio con eosina, non erano da preferirsi; piuttosto questo metodo andava bene per gli epitelii del canale digerente e per il connettivo. Come colori alcoolici, il paracarmino, o, più volentieri, il carmino boracico. La tionina mi dette dei buoni resultati per sezioni che coll'emallume si coloravano appena, sebbene la fissazione fosse stata fatta in sublimato e non troppo prolungata.

Chiusura in balsamo, salvo per le sezioni di pezzi inclusi in gomma; in questo caso chiudevo in gomma-sciroppo.

Per l'osservazione, ho adoprato un microscopio di KORISTKA con obb. semiapocromatico a immers. e oculari comp. 4 e 8 (rispettivamente 600 e 1200 diametri). Per disegnare, qualche volta una piccola camera microfotografica verticale (KORISTKA, modello RUFFINI), facendo cadere l'immagine su carta lucida appoggiata sopra un vetro non smerigliato; per lo più una camera lucida ABBE; i piccoli disegni a fresco in generale a occhio.

Passiamo alla tecnica dell' esame a fresco. Non minori difficoltà essa offre che la tecnica della fissazione. Giacchè, quando si prende un pezzetto di fegato e lo si dilacera o si preme tra i vetrini, e si osserva al microscopio, quello che si vede è un ammasso di granuli e sferette di tutte le forme, colori e dimensioni, ma tutti ugualmente indecifrabili. Ciò dipende da due ragioni. Prima, la straordinaria delicatezza di questo tessuto, per la quale esso si spappola subito, prima che si riesca a separare le cellule. Seconda, che le cellule stesse o le loro parti, quando sono distaccate, subito alterano la loro forma, divenendo sferiche. Ben sapeva questo fatto il FRENZEL, il quale nei suoi voluminosi lavori sul fegato dei Molluschi, in centinaia di figure a fresco che ha fatto, non ha rappresentata una sola cellula epatica nelle sue condizioni normali! E quando egli dice »im natürlichen Zustande«, bisogna intendere meno alterata di quelle che egli dice essere modificate. Io son riuscito a vedere le cellule nel loro stato naturale, come dimostrerò, usando di qualche accorgimento speciale, e sovratutto avendo una grandissima pazienza. Operavo come segue. In primo luogo, la dilacerazione cogli aghi dà, per questo tessuto, risultati completamente negativi. Per mezzo di essa, si rompono le cellule,

Digitized by Google

ma non si separano. Solevo tagliare un piccolo pezzetto di fegato con delle forbici molto taglienti, in modo da poter ottenere una fettina molto sottile, il più che fosse possibile. A questo scopo, facevo un taglio netto, rapido, quasi radendo sulla superficie del fegato: sulla superficie esterna naturale quando volevo esaminare le parti superficiali del tessuto, su una superficie di sezione, ottenuta con un taglio netto (con forbici o bisturi) per esaminare parti profonde. Il piccolo pezzetto così ottenuto rimaneva per lo più attaccato alle forbici; apertele, appoggiavo la punta a cui era rimasto attaccato, sul vetrino porta-oggetti, sopra al quale avevo versato qualche goccia di acqua di mare; con una punta trasportavo il pezzetto sopra al vetrino, facendolo scorrere dolcemente. Altre volte, lasciavo cadere il pezzetto, appena tagliato, nella vaschetta di acqua di mare in cui stava il fegato, scuotendo un poco le forbici, dopo averle aperte; e lo raccoglievo mediante una spatolina per trasportarlo sul vetrino. Qua giunto, lo dilaceravo un poco, ma non per isolare gli elementi, cosa con questo metodo impossibile: per ridurlo soltanto in pezzetti più piccoli. E la dilacerazione, meglio che con due punte, la facevo fissando il pezzetto per mezzo del taglio di un bisturi, premuto contro il vetrino; e dall' altra parte stiravo molto delicatamente con una punta. Osservando al microscopio un preparato in queste condizioni, senza posarvi su il copri-oggetti, è rarissimo poter distinguere un elemento cellulare bene isolato. Ora viene una operazione molto delicata. Difficilmente questo tessuto può sopportare il peso di un copri-oggetti di grandezza ordinaria (1,5—2 cm di lato) senza spappolarsi completamente. Adoperavo perciò dei vetrini molto leggieri, circolari, di 15 mm di diametro, e anche molto sottili di spessore (0,10 mm). Usavo anche il sistema della carta bibula od altro, messa tra i due vetrini per impedire una eccessiva pressione, ma non sempre era il metodo migliore. Bastava posare il vetrino leggermente, perchè il suo peso non fosse eccessivo. Osservavo subito al microscopio. Ricercavo a piccolo ingrandimento gli elementi che sembravano meglio isolati o vicini ad essere isolati. E, sempre guardando al microscopio, cominciavo a far fare dei piccoli movimenti al vetrino copri-oggetti, rotatorii o di traslazione secondo i casi, spingendolo con una punta o col dito. Seguitavo sempre a tener d'occhio quegli elementi che mi sembravano in migliori condizioni, ed in tal modo mi fermavo nell' operazione proprio nel momento più opportuno. A volte anche una piccola pressione era utile. Ma l'essenziale è che queste opera-

Digitized by Google

zioni siano fatte osservando quello che succede durante l'operazione stessa. Potevo, con movimenti opportuni, quando osservavo una cellula assorbente isolata, ma nascosta tra molti elementi, liberarla, conducendola in campo vuoto. Le cellule assorbenti è necessario osservarle isolate, perchè quando sono insieme anche con poche altre cellule, l'intensità della pigmentazione nasconde ogni cosa. Invece le cellule sferulose non sono isolabili intere, perchè si rompono o divengon sferiche, ma si osservano molto bene mentre sono ancora attaccate al pezzetto di tessuto, in condizioni opportune. Le cercavo alla periferia del pezzetto, ed ero sempre sicuro di trovarvele, quando prendevo il pezzetto in modo opportuno. Molto spesso cellule e detriti vi erano misti in tal quantità da rendere impossibile l'osservazione; ma quando ve ne erano in scarsa quantità, coi soliti movimenti potevo riuscire ad allontanarli, senza alterare le cellule prese di mira. Esse, è vero, durante questi movimenti mutano forma, essendo mollissime, ma tali mutamenti di forma, se lievi, non le rompono. Del resto, siccome alla prima osservazione, appena messo il copri-oggetti, già intravedevo queste cellule, potevo accorgermi se alterazioni si producevano colla tecnica adoperata. Le cellule secernenti a grosse goccie qualche volta si distaccavano intere dal tessuto, ma per lo più la massa di secreto ne usciva. Essendo però essa la parte per me più interessante, spesso mi contentavo di osservarla e disegnarla in tale condizione. Qualche volta potevo osservare la cellula intera ancora unita a molte altre, ma non coperta da corpi opachi. Le secernenti a piccole gocce non riuscii a vederle isolate a fresco; la loro estrema sottigliezza lo impedisce; quando sono unite al tessuto, non si possono vedere distintamente, perchè le altre cellule, tanto più grandi le nascondono. Ma queste cellule si possono osservare, per fortuna, con buon frutto, nei preparati in paraffina.

Qualche volta anzichè esaminare il tessuto freschissimo, dell'animale appena ucciso, ne misi dei piccoli pezzi nel succo ricavato dal contenuto gastrico, il quale succo per la sua acidità non putrefà, e per un giorno o anche più impediva la putrefazione anche di questi pezzetti. Osservando appunto dopo un giorno i pezzetti, le cellule mostrano meno tendenza a contrarsi e divenire sferiche; questa condizione è dunque assai favorevole all' osservazione; nè le cellule stesse mostrano di esser state alterate da questa permanenza nel succo gastrico. Anzi probabilmente sono tuttora ben vive, giacchè le cellule vibratili dell' epitelio intestinale mostrano ancora vivaci movimenti delle ciglia.

Digitized by Google

All' opposto degli elementi del fegato, è facilissima l'osservazione microscopica del contenuto del canale digerente, giacchè non vi sono nè elementi fragili nè che abbiano bisogno di essere isolati. Le feci basta schiacciarle e dilacerarle un poco.

La reazione dell' amido la ho fatta a fresco e su sezioni di pezzi in paraffina, col solito metodo (soluzione iodo-iodurata con tracce di $H^2SO^4$). A fresco facevo passare il liquido sotto il copri-oggetti, con un po' di carta bibula, o ne versavo una goccia su ciò che era da esaminare, prima di coprire.

Altre reazioni, di solubilità in acqua ecc., trattamento con ossalato di potassio ed altre sostanze, le ho fatte sulle sezioni di pezzi fissati direttamente in alcool assai forte.

## III. Aplysia depilans e limacina.

### 1. Anatomia del canale digerente.

Nelle Aplisie, come è noto, dopo la faringe coi denti della radula che operano la prima masticazione, vi è un esofago assai lungo, che si allarga in una voluminosa ingluvie; segue a questa il primo stomaco triturature con denti molto grossi e robusti, che, quando lo stomaco è vuoto e contratto, occupano tutto il lume dello stomaco, incastrandosi a vicenda. Il secondo stomaco trituratore è una porzione molto corta, con denti sottili ed acuminati. Proseguendo direttamente, si entra nell' intestino, che conduce senz' altro fino all' ano. Ma, subito dopo il secondo stomaco trituratore si incontra una apertura laterale nell' intestino e due lembi valvolari. Distinguo questa porzione dell' intestino, che si continua dalle due parti senza limiti netti, col nome di porzione valvolare dell'intestino o più brevemente intestino valvolare. La disposizione dei lembi valvolari è assai complicata. Si osservi la Fig. 2 (Tav. 16). Essa è tolta da un preparato in cui la prima porzione dell' intestino è stata aperta longitudinalmente con un taglio. I margini laterali della figura sono il prodotto di questo taglio, essendo stati aperti e stirati i lembi recisi. In basso ho segnato qualche dente del secondo stomaco trituratore.

Sollevando delicatamente i margini artificiali, dopo fatto il taglio, senza esercitare trazioni, le valvole restano addossate a quella apertura, che quasi completamente nascondono, e l'apertura stessa è assai più ristretta di quello che nella Fig. 2 sia rappresentato. Per vedere bene l'apertura, avevo un poco disteso la parete intesti-

Digitized by Google

nale, tirandola in direzione trasversale. I lembi valvolari sembrano così inseriti in un punto della parete intestinale assai più distante dall' orlo dell' apertura, di quello che non appaia quando non sia esercitata la trazione. Per queste varie ragioni, quando l'intestino valvolare, anzichè esser disteso, è contratto, i lembi valvolari chiudono completamente l'apertura. Va anche notato che nella figura essi sono visti un poco di scorcio, onde sembrano più stretti di quello che siano in realtà. Consideriamo ora l'aspetto dei lembi valvolari veduti senza che l'intestino valvolare sia stato aperto longitudinalmente, dalla parte dello stomaco. Le Figg. 3 e 4 mostrano la cosa, essendo però in questi casi un po' dilatata artificialmente la parete; quando ciò non è stato fatto, i lembi valvolari chiudono completamente l'apertura. Ora, come va che, esaminando i lembi nell' intestino aperto, sembrano inseriti longitudinalmente nella parete intestinale col loro margine non libero, e chiudono un' apertura laterale, mentre che, esaminate senza romper nulla, dalla parte dello stomaco, sembrano inseriti lungo una linea circolare, e chiudono il lume del canale principale? In realtà, se si considera il margine d'inserzione dei lembi, quando tutto è al posto e la parete piuttosto contratta, si vede che esso non è su di una linea retta. La porzione distale del margine è esattamente posta in una direzione longitudinale; mentre, venendo verso lo stomaco, la linea d'inserzione muta direzione e diviene trasversale. I lembi stessi hanno così una porzione longitudinale (distale) e una porzione trasversa (prossimale). Tirando la parete intestinale longitudinalmente aperta, la distinzione è meno evidente, perchè la parte prossimale assume anch' essa una direzione longitudinale. Anzi, la direzione del margine d'inserzione della porzione prossimale non è, in un certo senso, fissa. Si confrontino le figure 3 e 4. Nella Fig. 4 i punti prossimali dei lembi sono $p$ e $p'$; nella condizione di contrazione dell' intestino valvolare, questi due punti sono di poco più prossimali che i punti $d$ e $d'$; mentre quando l'intestino è disteso, acquistando tutta la valvola la direzione prevalentemente longitudinale, quelle due parti divengono tanto più prossimali delle altre due, quanta è la lunghezza di quei ratti dei lembi valvolari. Insomma nel caso di questa figura, i punti che si seguitano colla porzione distale, longitudinale dei lembi sono, rispettivamente, $d$ e $d'$; invece nell' altra figura i punti corrispondenti $p$ e $p'$ sono situati accanto, anzicchè essere opposti. Vale a dire, quando dalla condizione di estensione si passa a quella di contrazione, le porzioni prossimali dei lembi possono ripiegarsi o in



Digitized by Google

un verso o nell' altro, senza legge fissa. Ma, se questo avviene nelle manovre di estensione artificiali, quando, esercitando delle trazioni colle mani, non sempre si esercitano nelle direzioni volute, e in modo regolare, non deve avvenire normalmente. Infatti, quando l'esperienza si faccia con molta cura, i lembi cadono sempre come nella Fig. 3.

Questi due lembi valvolari (valvola intestinale) constano dunque di due porzioni ciascuna, le quali si seguitano senza limite netto l'una nell' altra, e che sono destinate a scopi diversi: le porzioni prossimali, trasverse, chiudono la comunicazione tra lo stomaco e l'intestino (porzione gastrica della valvola intestinale, o, più brevemente, valvola gastrica); le porzioni distali, longitudinali chiudono un' apertura laterale dell' intestino valvolare che immette nel cieco e nel fegato, e si possono chiamare porzione epatico-cecale della valvola intestinale, o valvola epatica.

Ora passiamo al di là di quest' apertura laterale. Ci ritroviamo in una dilatazione o camera, in cui immettono molti canali. Uno, a sinistra nella Fig. 2, è l'intestino cieco, o cieco epatico; gli altri sono i canali escretori, ossia i primi tratti dei canali epatici. Questa dilatazione è nota col nome improprio di camera biliare. Siccome si continua più direttamente coi canali epatici, la chiamerò camera epatica. Nella Fig. 5, ove lo stomaco, l'intestino valvolare ed il cieco sono tutti aperti longitudinalmente (anzi lo stomaco con due tagli) non si vede più traccia della apertura laterale dell'intestino valvolare, o apertura cecale; ma della camera epatica se ne vede il fondo ampiamente messo in evidenza. Si vedono delle aperture quasi circolari verso destra (nella parte che corrisponde più strettamente alla camera epatica), che corrispondono al principio dei canali epatici; ve ne ha di grandi e di molto piccole. A sinistra, il cieco. La continuazione diretta dello stomaco coll' intestino, come è indicata dalla Fig. 2, non è qui affatto riconoscibile, a causa delle artificiali distensioni delle pareti, necessarie per scoprire le particolarità che ora vengo a descrivere. L'epitelio dei canali di passaggio, è, come dimostra l'osservazione microscopia, simile a quello della camera e del cieco, ricco di pliche longitudinali. Queste pliche, quando i canali sboccano nella camera, si continuano con pliche della camera stessa (piccole pliche cecali), le quali arrivano fino nel cieco. Non sempre una stessa plica percorre tutto questo cammino; anzi per lo più dopo un certo percorso esse cessano, ma, essendovene altre che incominciano in punti lateralmente

Digitized by Google

molto vicini, tutta la parete di fondo della camera e il cieco appaiono solcati da strie parallele regolari.

Le piccole pliche cecali producono ai loro due lati due solchi poco profondi e non sempre molto netti. Per maggiori particolari, v. la parte microscopica. Vi è poi una grande plica cecale, che traversa la camera solo di scancivo. Essa si vede in sezione nella Fig. 6. Arriva quasi fino alla punta del cieco e, cessando un poco prima di essa, fa sì che i solchi che delimita, comunichino tra loro, in corrispondenza della punta del cieco. Essi sono grandi e profondi. La plica si seguita, girando ed espandendosi, nell' intestino, con direzione obliqua, e diminuendo i solchi di profondità, fino a sparire col termine della plica stessa (Fig. 5, 2).

Quanto ai rapporti tra l'intestino, compreso il cieco, e il fegato, essi sono assai più stretti nella *A. depilans* che nella *limacina*. In ambedue l'intestino decorre in un solco scavato nella massa epatica, in cui è rinchiuso per più di metà della sua sezione; quando però è molto ripieno e disteso, restando il solco delle stesse dimensioni, una maggior parte dell' intestino se ne trova al di fuori. Nella *depilans* il canale intestinale è del tutto attaccato alla sostanza epatica, nè se ne può distaccare, senza romperlo. V. p. e. la Fig. 6, rappresentante una sezione del cieco in grandezza naturale. Invece nella *limacina* il canale è distaccato dalla sostanza epatica nel cui solco giace (Fig. 7) ed a cui è connesso non per mezzo di un tessuto continuo, ma con tanti cordoncini e filamenti connettivi, i quali, partendo dalla parete intestinale specialmente verso il margine di confine tra la porzione libera e la porzione incastrata, si dirigono e si attaccano ai margini del solco epatico, o anche in punti più lontani della sostanza del fegato. Però, siccome la parete intestinale è sottilissima, è difficile anche qui distaccarla dal fegato; operazione che non è tuttavia impossibile a farsi senza romperla, un poco tirando l'intestino, un poco tagliando colle forbici o con un bisturi i filamenti. Tanto che si possono ottenere dei lunghi tratti di intestino integri, e tali che, riempiti di acqua di mare, non versino.

La disposizione generale dell' intestino e del fegato merita anche di essere ricordata. Lo studio di questa disposizione riesce molto difficile nella *limacina*, per le connessioni secondarie che le varie parti del fegato, trovandosi a contatto, assumono, e per la varietà della forma; ma se si prende in considerazione una *depilans*, e specialmente un piccolo individuo, riesce relativamente facile.



Digitized by Google

Valgono di aiuto per la mia descrizione le figure schematiche 8, 9, 10, in grandezza naturale. Nella prima figura, nessuna parte del fegato o dell' intestino è stata tolta. L'intestino comincia in *a*, dove è quella apertura ovale che rappresenta la sezione del canale digerente, subito dopo il secondo stomaco trituratore. In realtà, se si apre un animale, conservando i normali rapporti di posizione, questo punto occupa, rispetto all' ano e all' ultima porzione dell' intestino, una posizione un poco ventrale, l'ano essendo sul dorso. Ma se immaginiamo, per comodità di descrizione, di trasportare l'ano in posizione esattamente distale rispetto al punto *a*, abbiamo che l'intestino descrive, andando in direzione distale, una prima spira sinistrorsa (fino al punto *n*) e poi, cambiando direzione e presentando un punto d'inflessione, una spira destrorsa non del tutto completa. In realtà ciò avviene non in una direzione esattamente prossimale-distale, nè in una direzione ventrale-dorsale, ma in una direzione mista. Immaginiamo il fegato come un nastro attaccato col margine esterno all' intestino, e precisamente al margine dell' intestino rivolto verso il centro di tutto il corpo costituito dall' intestino e dal fegato stesso, e coll' altro margine, interno, arrivante fino all' asse delle spire intestinali, ove le varie porzioni del nastro, sovrapposte, si fondono, ed avremo schematicamente, ma in modo assai esatto, una idea della disposizione del fegato. Più particolarmente, e prescindendo per il momento dal cieco e dalla porzione di fegato che l'accompagna, esaminiamo la Fig. 9. Qui è rappresentata col colore bigio la parte di fegato appartenente alla prima spira intestinale. Con un taglio orizzontale si passa dalla Fig. 9 alla 10, togliendo la massima parte della prima spira. Naturalmente il fegato ha anche una notevole altezza, che nelle figure schematiche non è resa evidente. Cosicchè l'ultima porzione della prima spira è assai più bassa della prima, e rimane, con un taglio appropriato, mentre la prima è portata via. La porzione bigia chiara nella Fig. 10 (parlo sempre della prima spira) indica che in questo punto la sostanza epatica è stata tagliata attraverso la sua massa. I canalini epatici sono nella prima spira ramificazioni, specialmente di quel grosso canale escretore che è indicato con la lettera *cp*, e di altri non rappresentati nella figura ed aventi su per giù la stessa direzione. E queste ramificazioni arrivano fino al punto *n*, ma non oltre. Ivi, ed è rappresentato nella Fig. 10, la massa epatica dell' ultimo strato del fegato è contigua ma non continua tra la prima e la seconda spira. Invece il fegato della seconda spira intestinale deriva

Digitized by Google

da canali escretori con direzione diversa fin dall' origine (*c' p*). Al solito la parte più chiara nella seconda spira, nell' ultima figura, rappresenta la parte ove il taglio ha traversato la sostanza epatica. Infine, c'è da considerare il cieco. Esso rimane all' altezza della prima porzione della prima spira, a lui circa parallela. La Fig. 8 indica come il fegato sia in connessione con esso. Il primo tratto è quasi completamente immerso nella sostanza epatica (nella *depilans*), poi se ne libera, assumendo i rapporti delle altre parti dell' intestino. Questo lobo cecale del fegato si attacca dunque, con un margine, dapprima al cieco (sua porzione terminale); ma poi prosegue, anche al di là del principio del cieco stesso, attaccandosi, come si vede in *g*, alla prima spira intestinale. Ad essa dunque sono due i nastri epatici che si attaccano: quello del lobo della prima spira e quello del lobo cecale. Ma se con molta delicatezza si distacca il lobo cecale dall' intestino della prima spira, ciò che è possibile fare, sotto compare il lobo della prima spira, che si attacca all' intestino, come indica la Fig. 8, molto vicino al suo margine interno, mentre il lobo cecale vi si attacca più vicino al margine esterno. Lo stesso accade in *l* per la porzione apicale del lobo cecale rispetto alla prima porzione della prima spira intestinale. Il lobo cecale poi si continua nel lobo della prima spira, laddove è indicata nella Fig. 9 quella porzione bigia chiara.

L'ultima porzione dell' intestino costeggia il margine della ghiandola ermafrodita, liberato completamente dal fegato, e dopo poco sbocca coll' ano all' esterno. Il fegato manda alla superficie di questa ghiandola qualche canalino che si ramifica con graziose arborizzazioni.

La descrizione del cieco e delle pliche cecali si trova già nello Zuccardi (90) e nel Mazzarelli (93), ma ho creduto opportuno di ripeterla, avendo dovuto modificarla e completarla.

## 2. Istologia del canale digerente e del fegato sommariamente.

Il canale digerente, tranne nelle porzioni differenziate in modo particolare (stomachi trituratori) ha fondamentalmente dovunque la stessa struttura. Internamente, uno strato epiteliale semplice, cilindrico, più o meno alto, e, per tutta l'estensione del canale digerente, vibratile. Al di fuori, due strati muscolari, molto sviluppati nell' esofago, nell' ingluvie, nello stomaco; più oltre, in tutto

Digitized by Google

l'intestino vi sono solo scarse fibre che aumentano in vicinanza dell'ano. Nella prima porzione del canale i due strati, nettamente distinti, sono uno longitudinale (interno) e uno circolare (esterno). Specialmente nello strato interno è netta la divisione delle fibre muscolari in fascetti, circolarmente allineati; non sono insomma dei veri strati continui di fibre muscolari. Essi sono tenuti insieme da connettivo, e questo connettivo forma pure, in tutte le parti del canale digerente che sono esternamente libere, una sottile membranella limitante. È un connettivo sempre molto lasso, a larghe maglie. Dove l'intestino è attaccato al fegato, si continua direttamente col connettivo epatico interposto tra i canalini. Accenno appena a queste cose, ed espressamente senza figure, perchè, come dico anche altrove, non mi occupo in questo lavoro del tessuto connettivo. Esso per la sua importanza, specialmente in certe determinate regioni, ha bisogno di uno studio a parte.

L'epitelio del canale digerente offre a considerare diverse particolarità degne di nota. Ed in primo luogo la presenza di cellule mucipare rare nelle prime porzioni del canale e nell' intestino, ma abbondantissime nel cieco e nella camera epatica. Ivi se ne possono studiare gli stadii, che conducono da cellule a struttura granulosa (Fig. 123), probabilmente in origine non arrivanti nemmeno alla superficie libera dell' epitelio, a cellule a struttura più omogenea (Fig. 124) durante l'emissione del secreto (quelle gocce tra le ciglia); l'ultimo stadio è uno stadio degenerativo, con nucleo irregolare o senza, e, nei preparati, senza protoplasma tingibile dai colori (Fig. 125, 126). Questo fatto indica evidentemente che, svuotatesi le cellule del loro secreto, esse muoiono rimanendo per un certo tempo riempite di liquido che, nei preparati, naturalmente, sparisce.

Ma di più voglio fermarmi a considerare quelle granulazioni verdastre. Che cosa sono e quale significato funzionale hanno? Talora sono più grosse di quelle rappresentate nelle figure sopra citate, come mostra la Fig. 115. Questa è presa da un preparato a fresco, e quindi anche più attendibile per il colore, sebbene possa anche essere che esso varii nei diversi casi. È strano il fatto che i pigmenti di questi animali — e ne vedremo altri esempii nel fegato — hanno spesso un colore perfettamente simile alla clorofilla, senza essere clorofilla. Anzi, spesso un colore variabile dal verde al bruno, come la clorofilla normale e acida. Ma che qui non si tratta di clorofilla, è dimostrato dal fatto che tali granuli si conservano nei preparati passati per alcool e toluolo. Si

Digitized by Google

tratta di un pigmento non solubile nè in acqua, nè in alcool, nè in toluolo. Nè si può pensare che siano i granuli in qualche modo un prodotto di assorbimento dal contenuto del canale digerente, dandone un' interpretazione simile a quella data da CARAZZI (96) ai granuli trovati nelle cellule intestinali delle ostriche verdi di Marennes; e non si può, per varie ragioni. In primo luogo, non si osservano variazioni di questi granuli anche col lungo digiuno; in secondo luogo, essi si trovano anche nelle prime parti dell' esofago, ove non può esistere assorbimento. Nella primissima porzione di esso, vi è una pigmentazione nera, abbondante, poi subito dopo cominciano questi granuli verdi bruni.

E nemmeno si può supporre che questi granuli siano una secrezione cellulare destinata ad avere importanza nella digestione. Giacchè di queste granulazioni si trovano anche nell' epitelio intestinale; ora, certamente là non avvengono processi digestivi, giacchè vi si trovano sempre soltanto feci; nè pare probabile che questa supposta secrezione risalga indietro nel canale digerente, mentre i movimenti peristaltici e cigliari dell' intestino conducono tutto il suo contenuto sempre in direzione contraria, verso l'ano. Se dunque sono una secrezione cellulare destinata ad andare nel canale digerente, sono una secrezione di natura escretiva. Con questa avvertenza però, che devono questi granuli subito disciogliersi, appena usciti dalle cellule, perchè non se ne trovano nel contenuto del canale digerente, nè nelle feci.

Più probabile appare però che si tratti di una pigmentazione dello stesso significato — per lo più ignoto — che hanno i pigmenti cellulari in generale.

Le ciglia, infine, offrono dei caratteri di semplicità relativamente al loro movimento, giacchè si incurvano in una forma regolare ed omogenea. La progressione dei granuli impigliati tra le ciglia si deve al fatto che esse stanno complessivamente inclinate rispetto alle cellule epiteliali, nel senso del movimento. Specialmente nel cieco per causa delle pliche, i detriti rimangono impigliati in modo che non possono andare nella direzione contraria alla inclinazione delle ciglia. Esse, naturalmente, non si muovono tutte in un tempo, e quelle che si raddrizzano sgusciano sotto i grani, tenuti fermi da quelle inclinate.

Incominciando ora col dare una descrizione sommaria e generale della istologia del fegato, insieme colla disposizione dei suoi canalini, partiamo dalla camera epatica, ed immaginiamo di pene-

Digitized by Google

trare in uno dei canali escretori. L'epitelio di questi canalini è simile a quello dell' intestino e della camera; le cellule sono piuttosto basse, con ciglia non molto lunghe, e mancano le cellule mucose. Vi sono pliche dirette in senso longitudinale, e il senso della vibratilità è verso la camera epatica. I canali escretori arrivano con diametro notevolmente grande fino a punti assai distanti dalla camera; e specialmente due canali che vanno verso il lobo della seconda spira e la parte ultima del lobo della prima. La loro larghezza va però molto diminuendo cammin facendo, perchè si ramificano. Altri nascono già stretti dalla camera (Fig. 5). Questi canali escretori, ramificandosi ed assottigliandosi, danno luogo ai canalini epatici propriamente detti. Ciò avviene per un brusco e repentino cambiamento della struttura dell' epitelio. Anzi, dappertutto lungo il decorso dei canali escretori vi sono introflessioni più o meno profonde, in cui l'epitelio è veramente un epitelio epatico. Alcuni tratti di canale non sono nè del tutto canali epatici nè del tutto canali escretori; giacchè, quando questi si ramificano e assottigliano, per lo più non compare l'epitelio epatico a un tratto in tutto il canale. Si trovano, e sono numerosissimi, tubi che appaiono, in sezione trasversa come circoli più o meno esatti, di cui un arco è costituito da epitelio vibratile come quello dei canali escretori, il resto da epitelio epatico. L'epitelio vibratile si continua a guisa di striscie longitudinali (per lo più una, ma anche più) per un bel tratto di canale epatico (Fig. 20). Nelle parti periferiche del fegato non si trovano canalini di questo tipo, perchè ivi sono gli estremi dei canali epatici, nettamente caratterizzati, ma nell' interno della massa epatica, ve ne sono dappertutto. Questa disposizione così caratteristica verrà interpretata a proposito della meccanica della digestione. Chiamo questi tratti canali di passaggio.

L'epitelio epatico si compone di varie specie di cellule e non è in tutti i punti uguale. Le specie di cellule sono, senza tema di fare suddivisioni eccessive, quattro:

1) Leberzellen (Barfurth) o Körnerzellen (Frenzel) o Resorptionszellen (Biedermann & Moritz), a cui dò il nome di cellule assorbenti clorofilliche o cellule clorofilliche semplicemente. Non conservo il nome di Barfurth, perchè cellule epatiche sono anche le altre, nè queste sono più caratteristiche, giacchè in molti Molluschi, come è noto dalle ricerche del Frenzel, mancano. Nè quello di Frenzel, perchè due ragioni vi si oppongono: che esso lo ha dato anche ad altre cellule (nella *Pleuro-*

Digitized by Google

*branchaea Meckelii*) che con queste non hanno nulla a che fare, e che cellule della *Pleurobranchaea* che sono probabilmente equivalenti funzionalmente, non possono avere tal nome, non avendo Körner. Di più il nome che ho scelto indica la loro funzione, quale verrà in seguito dimostrata.

2) Fermentzellen (Barfurth) o Keulenzellen (Frenzel) che chiamo cellule secernenti a grandi gocce. Il nome dato loro da Frenzel non corrisponde al vero, perchè la forma a clava non è punto costante. Seguo invece il nome di Barfurth, ma aggiungo »a grandi gocce«, per distinguere queste cellule dalle seguenti.

3) Cellule secernenti a piccole gocce. Queste cellule ancora non sono state descritte. La ragione è questa: a fresco, per la loro sottigliezza, e per esser miste colle clorofilliche molto più grandi, e per non potersi isolare a causa della loro rompibilità, non sono visibili. Nei preparati, occorrono accorgimenti speciali perchè siano conservate. I fissativi acidi sciolgono le gocce, e allora tutta la cellula, tenuissima, si perde tra le altre. E quando si adopera il sublimato, colla tecnica ordinaria, pure vengono portate via, giacchè si sciolgono coll' jodio, che serve per togliere il sublimato.

4) Kalkzellen (Barfurth, Frenzel), che chiamo cellule sferulose[1]. Sono quelle la cui funzione è più difficile a studiarsi. Forse anch' esse assorbenti, ma probabilmente addette al metabolismo degli idrati di carbonio. Non adotto il nome di Kalkzellen, perchè se pure una funzione calcare è loro da attribuirsi nelle chiocciole (Barfurth, Biedermann & Moritz), ciò non è certamente nelle Aplisie, o, se sì, come cosa certamente secondaria. Il nome che io dò loro non pregiudica la questione fisiologica non del tutto sicura. E il loro aspetto è caratteristico, sì nelle Aplisie come negli altri Gasteropodi che ho osservato.

La distribuzione di queste cellule è la seguente: i canalini che seguono quelli di passaggio (non le introflessioni laterali), per lo più continuano con direzione più o meno retta, per un certo tratto, dando ramificazioni laterali (Fig. 21). E sono costituiti in massima prevalenza da cellule clorofilliche, miste, anzi quasi alternate esattamente una ad una colle secernenti a piccole gocce. Vi

[1] Come si dice granuloso di cosa composta di granuli, così per queste cellule, che sono composte di sferule, formo la parola sferulose, non essendovene altre nella lingua.

Digitized by Google

si trova qualcuna delle altre secernenti, ma rare; ed ancor più difficile è trovarvi unite delle cellule sferulose. Invece i fondi dei canalini, insieme colle porzioni esterne, contengono pochissime cellule clorofilliche, ben poche secernenti a piccole gocce, e in massima prevalenza cellule sferulose e secernenti a grandi gocce. Anche qui queste due specie di cellule sono tra loro unite, ma con più irregolarità. Non si trovano quasi mai due cellule secernenti a diretto contatto tra di loro. Questa disposizione generale è visibile tanto a fresco quanto nei preparati fissati e sezionati. Si vedano le Fig. 22—27, che verranno illustrate ampiamente in seguito.

I canalini non sono molto ramificati, nè contorti. Eleganti aspetti si trovano spesso sotto la parete intestinale, ove molti canali paralleli secondarii partono lateralmente da un canale primario (Fig. 21). Chiamo canali primarii o del 1° tipo quelli formati di cellule clorofilliche e secernenti a piccole gocce, secondarii o del 2° tipo gli altri. I canali primarii si dividono qualche volta in due uguali, ma non è caso molto frequente; per lo più le ramificazioni sono laterali e costituite da canali secondarii. Una ramificazione o introflessione di un canale secondario non può essere mai un canale primario.

Come è noto, non esiste nei Gasteropodi una circolazione vasale completa. Qua nel fegato, i canalini sono immersi direttamente in una cavità vascolare. In verità, una sottile lamella connettivale esiste, cosicchè, per passare dall' interno dei canalini epatici al sangue, dopo aver attraversato l'epitelio epatico, bisogna traversare anche quella lamella. Grandii spazii non rimangono in generale tra i canalini; però vi son dei luoghi in cui il connettivo interstiziale è più sviluppato ed assume caratteri del tutto particolari.

Ma del tessuto connettivo io non voglio discorrere adesso; la varietà di forme che vi si riscontrano ed alcune speciali strutture accennano ad una grande importanza che esso deve avere. Non ho però ancora raccolto intorno ad esso sufficienti dati per discuterne a fondo, nè avrebbe alcuna utilità una descrizione puramente superficiale.

Passiamo alla descrizione del contenuto del canale digerente e della sua meccanica, per poi riprendere lo studio delle cellule epatiche, particolareggiatamente e singolarmente.

Digitized by Google

### 3. Meccanica della digestione.

L'**alimentazione** delle Aplisie è, come è noto, esclusivamente da erbivoro; e l'erba che esse mangiano è l'*Ulva lactuca*, alga abbondantissima sulle nostre coste, od anche, eccezionalmente, qualche altra specie, p. e. qualche Floridea; ma ciò accade ben di rado; nelle mie esperienze le ho sempre alimentate coll' *Ulva*. Alghe unicellulari, diatomee, si trovano talora scarsissime, talora numerosissime nel contenuto del canale digerente; anzi a volte in tanta straordinaria abbondanza, che le feci sono costituite quasi esclusivamente di esse e dei loro gusci, tanto che, premendole con un corpo duro, scricchiolano. Qualche volta è anche possibile di trovare nello stomaco qualche piccolo animale, specialmente piccoli Gasteropodi, come ha già notato il MAZZARELLI; se vengano digeriti, non so, nè ho fatto ricerche speciali in proposito; certo è però che le Aplisie rifiutano l'alimento carneo; e quei piccoli animali si possono trovare nel loro canale digerente solo per fatto accidentale, venendovi introdotti coll' *Ulva* a cui eventualmente fossero attaccati.

Il **pasto** delle Aplisie può durare anche solo pochi minuti, ma in generale è, al contrario, molto lungo e abbondante. Ho osservato Aplisie digiune da qualche giorno seguitare a mangiare per diverse ore di seguito. Dipende ciò dalla lentezza della masticazione. L'animale si attacca colla bocca a una foglia di *Ulva* e a poco a poco la introduce nella faringe, mentre che i denti della radula la riducono in piccoli pezzi. In tale stato una grande quantità di erba si raccoglie nell' ingluvie. Quale sia stata l'azione delle piccole ghiandole salivari durante la permanenza, che dev' essere assai breve, dell' erba nella faringe, non saprei dire; ma è supponibile che si tratti di una azione puramente meccanica, o quasi, come negli animali superiori. Bisognerebbe altrimenti ammettere una rapidità di azione digestiva quale non esiste affatto per i secreti del fegato, ben altrimenti abbondanti. E, d'altra parte, l'erba contenuta nell' ingluvie non è alterata visibilmente in nessun modo — salvo lo spezzettamento — negli animali sacrificati subito dopo il pasto. Un' azione chimica del secreto delle ghiandole salivari per la quale esso aiuta lo spezzettamento operato dai denti della radula, come un' azione digestiva operata da questo secreto, giunto insieme col cibo nell' ingluvie, non hanno dalle mie osservazioni e ricerche nessun argomento nè in prò nè in contro.

Quando un animale si esamina subito dopo il pasto, l'ingluvie

Digitized by Google

non è grandemente distesa. I pezzi di *Ulva*, grandi all' incirca 1—4 cm.q. (questa misura è affatto approssimata) sono molto pressati fra di loro, ed è scarsissimo il contenuto liquido. — Questo stato di cose può durare assai, anche negli animali alimentati dopo un lungo digiuno, condizione nella quale, come vedremo, il fegato è ricchissimo di gocce di secreto. Perchè tutto il contenuto dell'ingluvie sia portato via o disciolto, occorrono parecchi giorni. Normalmente però le Aplisie mangiano senza che ancora sia esaurita l'antica provvigione di cibo; e il nuovo pasto accelera l'espulsione dei residui più o meno digeriti dell' antico (e che, come vedremo, non si possono considerare come resti privi di potere nutritivo), specialmente di quelli che si trovano nell' intestino.

Quando nell' ingluvie l'*Ulva* si trova in pezzi ancora grossi e poco modificati, nelle parti inferiori del canale digerente essa non è ancora arrivata, tranne che nello stomaco trituratore. Questo già a priori si dovrebbe ritenere che abbia un' importante azione nello spezzettamento ulteriore delle foglie dell' alga; l'osservazione mostra che in realtà i pezzi grossi si trovano spesso (tutte le volte che un animale viene esaminato durante i primi stadii della digestione) tra i suoi denti, in evidente attività masticatoria. Dopo questa masticazione, il cibo prosegue subito in parte verso l'intestino, giacchè dopo breve tempo da un pasto abbondante vengono espulse delle feci in cui sono riconoscibili pezzi di *Ulva* più o meno grandi e poco modificati; ma gran parte deve ritornare nell' ingluvie, ove i processi digestivi seguitano per giorni, e in cui si può trovare non di rado insieme a pezzi di erba tali quali vengono spezzati dalla masticazione faringea, molti detriti più piccoli e più digeriti, la cui maggiore suddivisione deve bene attribuirsi alla masticazione gastrica, giacchè altrimenti non si comprenderebbe come fossero rimasti solo pochi pezzi più grandi e più intatti. I succhi digerenti devono agire ugualmente su tutto il contenuto dell' ingluvie; ed invece è molto facilmente pensabile che alcuni pezzi d'erba non vengano subito masticati dallo stomaco trituratore; anzi questo avviene sempre, poichè l'erba passa gradualmente, a poco a poco in esso, che ben poca ne contiene, in confronto coll' ampia capaticà dell'ingluvie. Per queste osservazioni mi riferisco non ad animali freschi, venuti dal mare, nei quali l'esistenza contemporanea di pezzi di *Ulva* grandi e poco modificati e di altri detriti molto più piccoli, consumati ed alterati, potrebbe derivare dal fatto di aver rimangiato durante una digestione già avanzata. Mi riferisco ad

Digitized by Google

animali da lungo a digiuno, esaminati dopo un certo tempo da un solo pasto.

Per ciò che riguarda l'ingluvie, ho solo da aggiungere che, quando la digestione procede innanzi, man mano che l'erba si discioglie, il liquido dell' ingluvie aumenta; e non aumenta per solo fatto della dissoluzione di sostanze dell' erba, ma anche per l'arrivo di un nuovo liquido. Infatti, subito dopo un pasto, per quanto abbondante, non si trova mai l'ingluvie così enormemente distesa come in periodi più avanzati della digestione. Che arriva secreto dal fegato, dimostreremo a suo tempo.

La masticazione dell' *Ulva* mediante i denti dei due stomachi trituratori può avvenire completamente, senza che troppa erba sfugga verso l'intestino non masticata, evidentemente in virtù delle valvole. Però, il funzionamento di esse è tutt' altro che perfetto, specialmente dopo un pasto abbondante, ed ancor più nei primi momenti dopo di esso. Infatti, in tali condizioni nell' intestino si trovano pezzi di alga ancora grossi, assai numerosi; e se ne trova anche nei canali epatici, per quanto la larghezza loro e delle loro aperture nella camera epatica lo permette. Ma questo non toglie che il loro effetto, escluse quelle speciali condizioni, sia molto importante ed efficace. La loro disposizione potrebbe essere suggestiva per una complicata interpretazione. Si tenga conto del fatto che esse chiudono la comunicazione gastro-intestinale prima del punto in cui v'è l'apertura della camera epatica. Perchè il contenuto gastrico non passi nè nell' intestino, nè nella camera, basta la porzione trasversa della valvola. Essa chiude lo stomaco subito alla sua fine, prima che venga la suddetta apertura. L'importanza della porzione cecale si dovrebbe dunque palesare in un tempo successivo, quando il cibo che sta passando al di là dello stomaco si trova di fronte a due possibili strade: quella dell' intestino e quella della camera cecale. Invece in questo caso non è possibile che essa impedisca il passaggio del cibo nella camera; perchè in tali condizioni la porzione d'intestino subito seguente allo stomaco si trova in stato di grande ripienezza e quindi di grande distensione; condizione questa che riduce nullo l'effetto delle valvole. Dunque, quando il cibo passa al di là dello stomaco, apertesi le valvole, delle due vie aperte, nessuna ha una esclusiva preferenza: parte prende la via dell' intestino, parte quella della camera.

Del resto, in qualunque condizione, non si può supporre il funzionamento di una porzione delle valvole, senza l'altra; quando

Digitized by Google

quella piccola porzione di canale digerente a cui sono attaccate è contratta, tutte e due le porzioni chiudono le corrispondenti aperture; quando è dilatata, contemporaneamente tutte e due le aperture sono aperte. Nè la valvola cecale ha occasione di dover agire per impedire il passaggio del contenuto intestinale nella camera cecale, in uno stadio avanzato della digestione. Tale passaggio non avviene, giacchè non si trovano mai nella camera feci quali sono quelle che si trovano nell' intestino, anche nelle porzioni superiori. Ma non avviene, per la più semplice ragione, che manca la causa che produca tale passaggio: le contrazioni peristaltiche dell' intestino sempre avvengono nella direzione dallo stomaco verso l'ano. Ciò si può osservare con massima facilità, giacchè la peristalsi intestinale spontanea è frequentissima quando si apre un animale in buone condizioni di salute. Nelle contrazioni artificialmente provocate colla stimolazione elettrica dei nervi, si verifica sempre la stessa cosa. Dunque il contenuto intestinale, quando è spinto a muoversi, è spinto verso l'ano, e non mai in direzione retrograda. Al contrario, le valvole cecali hanno probabilmente una notevolissima importanza per impedire il passaggio dai canali epatici all' intestino, in speciali momenti. Quando il cibo passa dallo stomaco nella camera cecale, esso prende la via dei canali epatici, non quella del cieco. Il cieco è in tali condizioni contratto. Anzi, veramente il cieco non è mai, in nessun momento espanso come le altre porzioni dell' intestino, e non ha mai un contenuto molto abbondante. Può penetrarvi poca quantità di cibo solamente. Nei canali epatici invece il cibo penetra in grande abbondanza. Questo è dimostrabile con varie osservazioni. In primo luogo, aperto l'animale senz' altro, se esso aveva molto mangiato avanti (non però nel momento immediatamente precedente, nel qual caso l'erba è sempre tutta nell' ingluvie), il fegato tutto appare molto rigonfiato, ciò che è manifesto non per le sue dimensioni, le quali avrebbero un valore solo se si potesse fare il confronto sullo stesso animale in condizioni diverse, ma per il fatto che esso rimane pressato fortemente dentro a quella membrana connettivale in cui è racchiuso. E se l'animale, per combinazione, aveva mangiato delle alghe rosse (ciò è riconoscibile negli animali venuti dal mare coll' esame microscopico del contenuto dell' ingluvie), tutto il fegato ha un colore rossastro. Di più, sempre l'esame microscopico a fresco rende evidente, nei pezzetti di fegato dilacerati e disfatti, la presenza di numerosi resti delle alghe mangiate, sia parti incolore, sia grani bruni liberi;

Digitized by Google

ed anche, quando si trovano anche nell' ingluvie, numerose diatomee. Le forme di tutti questi corpi sono le stesse che descriverò per il contenuto dell' ingluvie. L'esame dei preparati fissati e sezionati offre però nel modo più evidente la dimostrazione del fatto suddetto. I canali epatici, specialmente i più grandi, mostrano il loro lume ricco di quelle forme. Il cibo è spinto nei canali epatici evidentemente dalle contrazioni del canale digerente. La vibrazione dei loro epitelii vibratili agisce in senso inverso.

Ma consideriamo ora ciò che avviene in un tempo posteriore, quando, dopo esser stati riempiti, i canali epatici si vuotano. Perchè si vuotano e dove va il loro contenuto? Fibre muscolari proprie del fegato probabilmente esistono, come già sono state dimostrate in altri Molluschi (Barfurth ecc.) ed agiscono in questo senso. Nei più grossi canali epatici, i canali di passaggio e i canali escretori, la vibrazione dell' epitelio cigliato spinge i granuli contenuti nei canali, verso la camera epatica. Il contenuto, spinto da questi meccanismi, incontra due vie possibili: quella dell' intestino e quella del cieco. Ora entra in giuoco il funzionamento della valvola cecale. Anzi, il suo funzionamento è elegantissimo. È facilissimo riconoscere che la via dell' intestino non è in generale quella prescelta. Infatti, nell' intestino i residui alimentari non si trovano più nello stato di detriti incomposti, ma costituiscono degli speciali cordoncini aggomitolati, che or ora descriverò. Tali cordoncini formandosi, come dimostrerò tra breve, nel cieco, ne segue che il passaggio diretto dalla camera epatica all' intestino non ha luogo. Esso avviene soltanto poco dopo un pasto straordinariamente abbondante, condizione nella quale dei detriti informi passano anche nell'intestino. Va notato però che essi possono provenire anche direttamente dallo stomaco.

Eccoci ora alla questione del cieco. Descrivendo quest' organo, ho insistito sull' esistenza della grossa plica cecale (Fig. 5), la quale si continua con un' espansione nell' intestino (Fig. 2). In tutta la camera epatica e nel cieco si trovano detriti alimentari incomposti e molto muco. Sotto la grande plica, nei due solchi che essa limita, si trova in generale un cordoncino regolare ed elegantissimo, cilindrico, piuttosto compatto, il quale mostra però al microscopio di essere costituito degli stessi detriti. È a questo cordoncino che ho riservato più propriamente il nome di feci. L'epitelio delle piccole pliche cecali, continuando la direzione del movimento vibratile dei canali escretori, conduce i detriti verso la grande plica, e specialmente

Digitized by Google

verso la punta del cieco. Durante questo trasporto, il muco che vien secreto abbondantemente dalle cellule mucipare (v. istologia del cieco) si mescola ai detriti alimentari.

E adesso una breve parentesi. Prendiamo un po' di contenuto dell' ingluvie, oppure un poco di tessuto epatico premuto e completamente disfatto, sì che, osservato al microscopio, si mostrerebbe come un ammasso di granuli e di minute strutture indecifrabili. Su questo ammasso, posto su un porta-oggetti, posiamo una goccia di muco cecale, e copriamo coll' altro vetrino. Al microscopio vedremo ancora l'ammasso indecifrabile di granuli, gocce ecc., su per giù come prima, tranne che peggio, per la rifrangenza del muco. Ora, senza premer troppo, posiamo un dito sul copri-oggetti e facciamo scorrere questo sul porta-oggetti, prima in un verso, e poi nell' altro opposto. Dopo questa manovra, si vedono al microscopio tutti quei granuli per la massima parte riuniti in molti cilindretti, tutti diretti perpendicolarmente alla direzione del movimento che è stato fatto. Questi cilindretti presentano anche una certa stabilità, vale a dire anche con movimenti incomposti del copri-oggetti offrono resistenza assai notevole a rompersi, come fossero qualcosa di realmente unito, cellule allungate, per esempio. Questo muco ha dunque una considerevole potenza agglutinante, è molto atto a impastare detriti in modo da formare un corpo apparentemente unico. Chiudendo la parentesi, ci troviamo in realtà in questo caso nel vero, nell' interno del cieco. I detriti alimentari provenienti dai canali epatici sono spinti dalle ciglia vibratili tra mezzo al muco, subendo in questo modo un principio di arrotolamento, un arrotolamento tra le piccole pliche cecali, che comincia a produrre cilindretti e piccoli ammassi uniti, saldando insieme i detriti. In questo stato essi arrivano sotto alla grande plica. Qua si compie il resto. I piccoli cumuli vengono riuniti in un tutto, e si forma tutto un lungo cilindro, lungo quanto la plica, e del diametro di 1—2 mm. L'intimo meccanismo di questo compimento dell' opera è un po' difficile a comprendersi; vi devono contribuire le ciglia vibratili e le fibre muscolari delle pareti cecali. Fatto sta che sotto la plica cecale si trova quasi sempre un cilindro, ben unito e liscio, regolare, che evidentemente non deriva dalle feci che si trovano nell' intestino! Nè per quanto possa apparire elegante e di difficile costruzione questo cilindro, deve richiedere un gran lavoro la riunione dei detriti tutti commisti col muco e già agglutinati tra le piccole pliche.

Per decidere che cosa succeda di questo cordoncino situato sotto

Digitized by Google

la grande plica cecale, esaminiamo prima in quale stato si trovino le feci nell' intestino e quando vengono espulse. Esse non sono più un cordoncino sottile. Appaiono come cilindretti assai compatti, che, allargandoli un po', si riconoscono esser costituiti di uno o più tratti di quel cordoncino, aggomitolato con una certa irregolarità. Questi cilindretti hanno per diametro la stessa larghezza dell' intestino un po' espanso, per cui passano. Circa 1 cm. o poco più. La lunghezza è varia, ma si tratta sempre di pochi centimetri. Nel cieco non si trovano mai cilindretti formati, nell' intestino non si trovano cordoncini non aggomitolati. Vuol dire che l'aggomitolamento avviene nel passaggio dal cieco all' intestino. E infatti la struttura anatomica suggerisce il modo con cui ciò avviene. La grande plica, quando passa nell' intestino espandendosi, perde pure gradualmente il carattere di plica, vale a dire il suo bordo che dapprima era molto distaccato dall' epitelio adiacente, in modo da potere nascondere completamente il cordoncino fecale, diviene meno marcato, sì che il solco sottostante diminuisce di profondità fino a sparire; ma un solco rimane, anche al di là delle valvole cecali. Questo fatto è notevole, perchè indica la possibilità che il cordoncino possa uscire dal cieco anche quando le valvole sono addossate sull' apertura della camera cecale. Le valvole premono sopra la plica, ma sotto al suo bordo il cordoncino può scivolare e, scivolando, è guidato verso l'intestino. In questo modo le contrazioni delle fibre muscolari del cieco cacciano il cordoncino dal luogo ove si è formato. Ed ora si osservi bene la Fig. 2. Si immagini che le valvole, anzichè essere sollevate e un po' allontanate, per distensione della parete intestinale, siano addossate all' apertura della camera cecale. Il cordoncino, scorrendo tra la plica e la valvola, è spinto verso l'intestino in direzione obliqua rispetto all' asse dell'intestino medesimo; cosicchè, nello stesso tempo che gradualmente si libera dalla plica, la quale va sparendo, deve necessariamente, anzichè dirigersi direttamente secondo la lunghezza dell' intestino, cominciare un moto a spira, strisciando sulla parete intestinale obliquamente. Per tale meccanismo riesce chiarissimo l'aggomitolarsi del cordoncino in modo da dare origine a quella forma nella quale esso si trova nell' intestino e da esso viene espulso. La peristalsi intestinale conduce le feci da questo punto all' ano, insieme coi movimenti cigliari.

Riepilogando con uno sguardo sintetico tutti questi meccanismi, dobbiamo distinguere quello che avviene poco dopo un pasto



Digitized by Google

abbondante da ciò che si verifica in periodi più avanzati della digestione. Dapprima, essendo la porzione valvolare dell' intestino enormemente dilatata e le valvole aperte, il cibo già masticato quasi completamente dallo stomaco trituratore è spinto in parte verso l'intestino, in parte verso la camera cecale e nei canali epatici; da questi ciò che ritorna, in virtù delle fibre muscolari proprie del fegato e degli epitelii vibratili, non può passar subito nell' intestino, sia per la sua ripienezza, sia perchè tra i solchi delle piccole pliche cecali esso è condotto verso la grande plica. Per causa del muco i detriti si arrotolano e formano il cordoncino fecale sotto la grande plica; le contrazioni della parete cecale lo cacciano, lungo l'espansione della plica, nell' intestino; e si capisce come quel solco che gli serve di guida e fa sì che esso sia spinto nell' intestino prevalentemente nella direzione in cui le contrazioni peristaltiche di questo conducono i materiali che vi si trovano, possa far sì, guidandolo in tal modo, che la presenza di abbondanti materiali nell' intestino non sia di ostacolo al suo passaggio. A poco per volta i materiali della porzione valvolare dell' intestino diminuiscono, e le valvole si accostano alla apertura della camera epatica e la chiudono. Quello che non fa più la ripienezza dell' intestino, lo fanno le valvole, impedendo il diretto passaggio dei detriti dai canali epatici all' intestino. Il cordoncino può sempre uscire nel solco della plica, scivolando sotto la valvola. Il moto a spira con cui entra nell' intestino produce il suo aggomitolamento. Quando, per la scarsa quantità di materiali nell' intestino valvolare, le valvole sono più chiuse, a meno che non sia quella porzione spasmodicamente contratta, condizione che in pratica probabilmente non si verifica mai, per la speciale conformazione delle valvole può probabilmente il contenuto gastrico procedere ancora, con grande lentezza, attraversando le valvole, e venendo da esse avviato verso i canali epatici.

Un punto ho lasciato espressamente in dubbio in questa descrizione. Si formano contemporaneamente due cordoncini fecali nei due solchi della grande plica, od uno solo prima nel solco inferiore (Fig. 5), condotto poi, girando in corrispondenza della punta del cieco, nel solco superiore? — Qualche volta, aprendo un cieco, si vedono due cordoncini, rispettivamente nei due solchi, qualche volta uno solo, o in uno o nell' altro. Ma ciò non dice niente. A me pare però più verosimile che si formino, o almeno si possano formare, due cordoncini contemporaneamente. Infatti, come può un cordoncino bello e formato arrivare fino alla punta del cieco, che è

Digitized by Google

ripiegata nella *depilans*, come mostra la figura, e girare repentinamente per passare nell' altro solco? Tale giramento sarebbe infatti necessario, volendo ammettere l'esistenza di un solo cordoncino, che venga cacciato via dal cieco per mezzo di un solco della plica; sarebbe necessario, dal momento che accade di trovare cordoncini fecali tanto in uno, quanto nell' altro dei solchi. A me pare assolutamente inverosimile questo giramento, giacchè non si capisce, tra le altre cose, quale potrebbe esserne la causa: le ciglia vibratili no, perchè tendono a portare il cordoncino verso la punta del cieco, da ambedue le parti; nè le contrazioni muscolari delle pareti cecali possono essere capaci di produrre un movimento così delicato e difficile. Di più, l'esame delle feci quali si presentano nell' intestino, l'esame cioè del gomitolo fecale, tende a mostrare che esso possa essere formato di due pezzi avvolti insieme a spira, ma con un passo di vite differente; ciò che sarebbe in accordo colla disposizione della espansione intestinale della grande plica. Infatti i due solchi plicali, arrivando coll' espansione all' intestino, vi arrivano diversamente inclinati rispetto all' asse longitudinale dell' intestino medesimo. Se son due i cordoncini, e vengono contemporaneamente spinti nell' intestino, lungo i prolungamenti dei due solchi, ben si capisce come il gomitolo debba resultar costituito di due pezzi di cordone avvolti uno a spire più strette (quello del solco inferiore nelle Fig. 5 e 2), l'altro a spire più larghe (quello dell' altro solco).

Lo Zuccardi (90) e il Mazzarelli (93) si occupano brevemente della meccanica della digestione. Secondo loro, nell' ingluvie non avverrebbe quasi affatto la digestione dell' *Ulva*, ed il luogo dove essa vien digerita sarebbe l'intestino. Ciò è assolutamente inesatto, ed è precisamente il contrario. Vedremo nel prossimo capitolo, estesamente, come nell' ingluvie avvenga tutta la digestione che avviene nel canale digerente, e come in essa si trovino quelle forme di trasformazione, le quali, non più variate, si trovano poi nelle altre parti del canale digerente. Ma specialmente strana è l'affermazione positiva, che nell' intestino avvenga la digestione, mentre ivi son rari i detriti incomposti, e si trova generalmente nient' altro che gomitoli fecali; certamente non si vorrà supporre che su di essi si operi la digestione; essi infatti sono espulsi in quella stessa forma, e, d'altra parte, sarebbe veramente inconcepibile una meccanica della digestione la quale conducesse gli alimenti, prima spezzati e sminuzzati, di nuovo ad una forma compatta ed unita, perchè poi in questo ultimo stato essi subissero l'azione dei fermenti.



Digitized by Google

Si deve poi allo ZUCCARDI un altro errore. Egli descrive il passaggio della bile, ossia del secreto epatico, dal fegato all' intestino, per colà operare la digestione, come ho detto. E fa passare questa bile dalla camera epatica al solco della grande plica che è inferiore nella mia Fig. 5; di là, girando nella punta del cieco, per l'altro solco finalmente lo fa arrivare all' intestino. Egli è stato evidentemente, in questa ricerca, fuorviato in più modi dalla non conoscenza di quella stessa meccanica della digestione che egli studiava. Infatti, quella che egli chiamava qui bile, non è quello che con questo nome egli intende, vale a dire il secreto epatico; non è questo, ma i residui alimentari che tornano indietro dai canalini epatici. Nè conoscendo egli per nulla il meccanismo di formazione delle feci, questione che schiva, ha potuto capire il significato di questo cammino della bile verso la grande plica; e siccome egli la credeva il secreto epatico e pensava che dovesse necessariamente arrivare all' intestino (è evidente che tale è stato il suo pensiero), per questo si è trovato costretto a farla girare attorno alla fine dei due solchi in corrispondenza della punta del cieco, per ricondurla indietro.

Il MAZZARELLI conferma il tortuoso giro della bile, quale è descritto dallo ZUCCARDI. E per mezzo di tagli in serie di giovani Aplisie intere, constata che anche il cibo passa dalla cavità intestinale nel cieco e fa lo stesso giro tortuoso della bile. Con ciò, egli dice, ci si può render ragione del cammino della bile; è in questo cammino, fatto insieme dal cibo e dalla bile, che sugli alimenti viene compiuta la massima parte della digestione. »Si scorge assai bene dai tagli, che il cibo che trovasi nell' intestino prima dello sbocco del cieco epatico non ha subito nessun' azione chimica essenzialmente modificatrice, tanto che la struttura dei frammenti di *Ulva lactuca*, che trovansi in esso, si riconosce mirabilmente, mentre quello che trovasi a un livello inferiore di tale sbocco è per la massima parte straordinariamente modificato, tanto da non esser riconoscibile nei suoi elementi« (pag. 85). — Come egli abbia acquistato la sicurezza del complicato giro del cibo, non capisco. Giacchè il fatto di averlo trovato nei due solchi del cieco, od anche in cima ad esso, non dimostra per nulla che in un solco cammini in un verso e nell' altro nel verso contrario. — Ma di ciò ho già discorso. Per quelle parole dell' A. che ho riportato merita però che mi fermi ancora un momento su questo punto della non digestione prima del cieco, digestione nel cieco. È giusta l'osservazione sui frammenti

Digitized by Google

di *Ulva*: prima che siano agglutinati dal muco cecale, se ne riconosce molto meglio la struttura che non dopo. Ma se si prende un po' di contenuto gastrico e si agglutina con muco cecale tra i due vetrini, nel modo suesposto, si ha immediatamente lo stesso resultato, di non capire più la natura e la struttura dei detriti. È il muco che agglutina e confonde i detriti già spezzettati. Ma questo non ha nulla a che vedere con una azione digestiva. E poi: come potrebbe essere che il cibo, per tutto quel tempo che rimane nell' ingluvie, non subisse che poco l'azione dei succhi digerenti, mentre questi lo bagnerebbero e lo digerirebbero rapidissimamente in quel breve tempo che rimane nel cieco?

Quella che lo ZUCCARDI e il MAZZARELLI hanno preso per bile nel cieco, non è bile, si tratta sempre di detriti alimentari e di muco. Il vero secreto epatico non percorre quel tortuoso cammino, nè si versa nell' intestino per il solco, prolungato, della grande plica cecale. Egli, anzi, probabilmente attraversa l'intestino soltanto di scancivo, guidato dalla speciale disposizione delle valvole. Quando, specialmente per la contrazione delle fibre muscolari proprie del fegato, il contenuto dei canalini è spinto fuori, nè può prendere la via del cieco, il quale è poco distensibile e poco ampio, contemporaneamente essendo la valvola chiusa, è necessario che il liquido che preme su di essa tenda ad aprirla. Ma ciò non deve avvenire in grande misura, altrimenti il secreto si verserebbe completamente nell' intestino, nè potrebbe risalire verso lo stomaco. Sforzando un poco la valvola, per la sua speciale conformazione, il liquido viene condotto direttamente nel secondo stomaco triturature. Infatti se si suppone di scostare un poco i lembi valvolari dell' apertura epato-cecale (molto meno che nella Fig. 2), rimanendo cioè i due margini liberi dei lembi tra loro a contatto, due vie possono essere seguite dal liquido che spinge, nell' ulteriore cammino. Una, in basso, rompendo il combaciamento dei margini valvolari nel punto distale della valvola. Ma qui, specialmente per il fatto che i lembi si prolungano un poco al di sotto dell' apertura, la cosa non deve essere tanto facile. L'altra, in alto verso lo stomaco. Qua, per il fatto che i lembi stessi si piegano, venendo ad assumere una posizione trasversa (Fig. 3), si può dire che essi stessi, appena un poco sforzati e spinti, servono insieme colla parete intestinale da canale conduttore per il liquido. Ho più volte riscontrato, avendo tagliato il canale digerente in corrispondenza dello stomaco, poco sopra alla valvola, ed osservando per di sopra i lembi

Digitized by Google

(nello stesso modo come per disegnare la Fig. 3) che dei piccoli movimenti, per esempio un piccolo stiramento del canale digerente, sollevando un po' lo stomaco, raddrizzano in parte i lembi gastrici della valvola, e si scorge limitata da essi il principio di una specie di doccia, la quale condurrebbe, se in tali condizioni d'osservazione se ne potesse scorgere l'ulteriore cammino, all' apertura epato-cecale, tra le valvole ed essa, in modo cioè da poter penetrare nella camera epatica. È a questo possibile cammino che avevo accennato sopra, indicando come possibile il passaggio dei detriti alimentari dello stomaco alla camera epatica, lentamente e gradualmente. Se ciò avvenga non è sicuro, ma è sicuro che in senso inverso è questa la via che la secrezione epatica segue per arrivare nelle prime parti del canale digerente. Dal 2° stomaco trituratore, a cui è condotta, fino all' ingluvie, non dev' essere difficile il cammino, se nuovo liquido sopraggiungendo spinga anche debolmente, perchè gli stomachi e l'ingluvie comunicano ampiamente. E poi, perchè — si noti bene questo fatto — lo stato di contrazione dell' intestino valvolare, condizione sine qua non perchè ciò che esce dalla camera epatica non si versi senza restrizioni nell' intestino, non impedisce il cammino descritto alla secrezione epatica. Per impedirlo occorrerebbe una contrazione veramente spasmodica delle pareti intestinali, la quale non si verifica mai.

Per rendere più chiaro il concetto di questo cammino della secrezione epatica faccio una figura completamente schematica (Fig. $4^{bis}$) nella quale la linea obliqua che traversa il canale digerente rappresenta il modo in cui le valvole si dispongono e con cui agiscono, tosto che siano leggermente spinte dalla secrezione epatica che vuole uscire dalla camera. — La linea punteggiata indica la posizione delle valvole per una spinta minore della camera; quando esse non sono spinte affatto, la curva descritta dalla linea punteggiata si discosta di più dalla linea retta obliqua, andando a combaciare colla parete intestinale ove è l'apertura epatico-cecale, e chiudendo contemporaneamente la comunicazione tra stomaco e intestino. La freccia indica il cammino della secrezione epatica.

Un ultimo punto rimane a rischiarare. Tanto la secrezione epatica, quanto i detriti alimentari che si trovano nel fegato, partono da uno stesso punto, i canalini epatici. Come mai prendono vie diverse? Ciò si deve in parte alla natura dei materiali, in parte al momento in cui la loro uscita dal fegato avviene. La secrezione epatica si versa nell' ingluvie in un momento della

Digitized by Google

digestione in cui ancora non vi sono i detriti alimentari nei canalini, e in questo momento si devono realizzare specialmente quelle condizioni che producono il passaggio verso l'ingluvie. L'uscita dei detriti alimentari essenzialmente si verifica in un tempo posteriore, per meccanismi differenti (non contrazione della massa epatica, ma del cieco). Però non è punto escluso che un lento versamento di secrezione epatica possa ancora avvenire, dopo che già i canalini son ricchi di detriti alimentari. Anzi, probabilmente ciò avviene. Esso, prodotto sempre dal solito meccanismo, dovrebbe trasportare dei detriti alimentari di nuovo nell' ingluvie. E non si può escludere infatti che questo fenomeno possa verificarsi parzialmente, in quei momenti nei quali, a digestione inoltrata, nuova secrezione epatica è cacciata dai canalini per mezzo delle contrazioni muscolari del fegato. Ma c'è ancora un meccanismo di difesa contro questo reflusso. Lo spazio lasciato libero dalle valvole per la secrezione epatica è molto stretto, non è mai tanto quanto nella figura schematica $4^{bis}$. Cosicchè mentre è facile il passaggio per la secrezione epatica, che è liquida, i detriti alimentari solidi devono incontrare una grave difficoltà in tale passaggio; la secrezione epatica viene insomma filtrata in quel tenue passaggio, e i detriti alimentari restano nella camera epatica. D'altra parte i detriti alimentari, che son solidi, sono più facilmente trasportati dalle ciglia vibratili, che non il secreto epatico liquido. Ciascun meccanismo è dunque appropriato per condurre per via diversa un diverso materiale.

Non trovai nelle descrizioni dello Zuccardi, oltre le cose citate, null' altro di notevole, nè errato nè giusto. Della disposizione della valvola intestinale, destinata a doppio uso (valvola gastrica e valvola epatico-cecale) nessuno parla. Questa mancanza è già di per sè causa sufficiente per rendere una descrizione del tutto incompleta, come è evidente dalla importanza che essa valvola ha, e dai complessi uffici cui adempie.

### 4. La digestione degli alimenti studiata al microscopio.

Quello che avviene dell' *Ulva* nel corso della digestione — come deriva in parte dall' osservazione di Aplisie esaminate dopo più o meno tempo da un pasto sperimentale, ma più ancora dalle osservazioni numerosissime di animali freschi — non è un procedimento del tutto costante. Anzi, si possono riconoscere tre modi

Digitized by Google

diversi con cui i processi digestivi possono avvenire, tutti però avendo dei caratteri comuni.

Le pareti cellulosiche delle cellule dell' *Ulva* sono normalmente ben distinte, come in tutti i tessuti vegetali, dividendo nettamente i varii elementi cellulari tra loro. La parte verde della cellula non ne occupa tutto lo spazio, ma è circondata da una zona protoplasmatica incolora. In condizioni perfettamente normali è difficile distinguere i cloroplasti tra loro, ma basta un' alterazione molto piccola perchè ciò possa avvenire (v. p. e. Fig. 38).

Quando si iniziano i processi digestivi, in generale, uno dei primi fatti visibili è la diminuzione di nettezza nei limiti tra le cellule. Tanto che si arriva ad un punto in cui essi non si distinguono più affatto. Se esistano ancora, discuteremo tra breve. Intanto osserviamo nella Fig. 28 come la parete cellulosica esterna delle cellule esista ancora, ma non più i setti. Che questa forma sia realmente un frammento di *Ulva* alterata, lo dimostra il fatto che da forme come quelle della Fig. 18 e 19 si passa a forme senza limiti cellulari, con infiniti stadii di passaggio; e, quello che è ancor più dimostrativo, è facile trovare dei frammenti di *Ulva* che hanno in parte ancor conservate le pareti intercellulari e in parte no. Questa alterazione è difficile che non si presenti, mentre accadono visibili modificazioni nell' interno delle cellule.

In pari tempo, il contenuto cellulare diviene granuloso, molto finamente; tanto finamente, che occorrono i più forti ingrandimenti, per decidere che non si tratti di una semplice opacità. Si ha l'aspetto come di un fine precipitato proteico. Quando le pareti cellulosiche intercellulari rimangono molto nette, non si osserva in generale questo precipitato granuloso (Fig. 20—24). Ma esaminiamo le più visibili alterazioni, quelle della parte verde della cellula. Essa può distruggersi in situ, dando luogo alla formazione di minuti granuli di clorofilla (Fig. 20). Si tratta evidentemente di clorofilla che precipita in tale stato, nel mentre che le altre parti dei cloroplasti, e non essa, vengono digerite. I succhi digerenti hanno dovuto traversare gradatamente le pareti intercellulari, per produrre questi fenomeni. Questo processo è del tutto simile a quello che Bottazzi descrive per le digestioni artificiali. E, come in esse, in questo processo si vedono nello stomaco pezzetti di *Ulva* alterati alla periferia più che al centro; alla periferia la riduzione in granuli è più avanzata, ed anzi, le cellule più esterne hanno perduto anche i granuli, divenendo incolore completamente.

Digitized by Google

Ma nella digestione naturale è questo processo molto raro. Più comunemente, ed in maggior abbondanza se ne hanno altri due, dei quali specialmente uno si mostra al principio della digestione, massime se il pasto è stato abbondante ed ha seguito un digiuno. Si tratta qui della separazione dei cloroplasti, mentre il rimanente della porzione verde delle cellule viene digerito. I cloroplasti stessi possono rimanere a gruppi ancora dentro le cellule (Fig. 24); ma questo anche non è comune. Più di frequente la loro liberazione avviene contemporaneamente alla scomparizione delle pareti intercellulari e alla formazione del precipitato granuloso, rimanendo essi dapprima addossati alle membranelle che rappresentano la parete cellulosica esterna o intermedia tra i due strati di cellule dell' *Ulva* (Fig. 25). In questa figura è mostrato anche come spesso perdano più o meno completamente il loro colorito. Ma ciò può accadere e non accadere; e, in definitiva, natano liberi nel liquido del canale digerente cloroplasti verdi o scoloriti (Fig. 40, 41, 42).

Infine, terzo processo, che è il più comune di tutti. Le parti verdi delle cellule dell' *Ulva*, mentre modificano la loro forma e si spezzano, mentre modificano la loro struttura, modificano anche il loro colore, che da verde diviene bruno-marrone, più o meno scuro. Nella Fig. 18 son rappresentati dei resti di parti verdi, ancora verdi, ma di struttura irregolare. Nella Fig. 26, addossati a un pezzetto di membranella cellulosica son rappresentati dei grani, il cui colorito non è più così nettamente verde, e specialmente sono piuttosto bruni i granuli che essi contengono, granuli che possono interpretarsi al solito come clorofilla precipitata. La loro forma non è costante; nella Fig. 32 ne sono rappresentati dei simili, ma trovati liberi nel liquido del contenuto gastrico. È inutile avvertire che quando parlo di grani liberi nel liquido, ho fatto l'osservazione su preparati fatti colla massima cura e delicatezza, per impedire rotture artificiali di cellule ecc. — Di più scuri ne ho rappresentati nelle Fig. 28, 33, 34, 35.

Ma per bene persuaderci di questa trasformazione, esaminiamo qualche grano bruno più particolarmente e a più forte ingrandimento (1000 d.). Nelle Fig. 43—48 ne sono rappresentati di quelli natanti liberi nel contenuto del canale digerente. La struttura granulare di alcuni ricorda perfettamente, salvo il colore, alcune forme verdi di alterazione. Si confronti p. e. la Fig. 47 con alcune cellule della Fig. 21. Ma quei grani che più interessano sono quelli i quali contengono nel loro interno dei corpiccioli ovali, più intensamente

Digitized by Google

colorati. Si veda la Fig. 45. Quei corpiccioli sono del tutto paragonabili ai cloroplasti, ed è evidente che derivano da essi, venendo poi gradatamente consumati e distrutti, per dar luogo alla struttura granulare. Le forme con questi cloroplasti bruni sono assai frequenti, sebbene abbia disegnato un solo grano in cui è ben netta la cosa. Questi che interpreto come cloroplasti bruni sono, è vero, nel caso della figura, più piccoli dei cloroplasti normali. Ciò è però naturale. Siamo appunto in presenza di un processo digestivo, e interpretiamo la granulazione come effetto di digestione dei cloroplasti, la clorofilla esclusa. L'impiccolimento dei cloroplasti è evidentemente uno stadio di questo processo digestivo.

Però, dalle esperienze di digestione artificiale di Bottazzi salta fuori un' obbiezione. Come è che, mentre là non accade un imbrunimento della clorofilla, qua sì? O meglio, se è vero, come tenderebbero a far credere quelle esperienze, che il succo gastrico non ha la capacità di imbrunire la clorofilla, non c'è il pericolo che questi processi di trasformazione che io ho descritto siano completamente errati, e i grani bruni abbiano origine del tutto diversa? Veramente l'osservazione diretta dei vari stadii, lo studio delle forme verdi e brune non potrebbe lasciar dubbio. Ma è bene dimostrare anche con argomenti di altro genere che questa obbiezione non vale a distruggere l'affermazione della trasformazione suesposta.

Innanzi tutto, voglio citare l'osservazione delle diatomee contenute nello stomaco, le quali van soggette alla stessa modificazione di colore. Ne ho rappresentate di due specie (Fig. 49, 50), ma non sono certamente le più belle che abbia osservato. Tra le moltissime specie (*Diatoma*, *Pleurosigma*, *Navicula*, *Achnanthidium*, *Rhoicosphenia* ecc.), che si trovano nel canale digerente delle Aplisie, citerò per queste trasformazioni specialmente diatomee appartenenti ai generi *Diatoma* e *Navicula*. I cloroplasti sono nelle diatomee normali molto abbondanti e fitti. Ma nel canale digerente delle Aplisie, vi sono diatomee con molti e con pochi cloroplasti, fino a non averne punto. E i cloroplasti possono essere verdi, normali e pochi. Ma più di frequente quando son pochi sono bruni, e spesso anche sono molti, come normalmente, e bruni. Cito le diatomee, perchè qua non è possibile prendere abbagli. I cloroplasti sono contenuti dentro al guscio che è sempre riconoscibile; e poi anche per la possibilità di trovare insieme in una stessa diatomea cloroplasti verdi e bruni uniti insieme. Nonchè, per un terzo fatto: che quando l'imbrunimento non è troppo avanzato, versando una goccia

Digitized by Google

d'alcool tra il copri-oggetti e il porta-oggetti, si vede ricomparire il colore verde — ed ecco come. Bisogna che l'alcool sia in scarsa quantità; allora arriva alla diatomea che si sta osservando, vi penetra, scioglie la clorofilla contenutavi, ma non la porta via subito. La diatomea rimane riempita di una soluzione di clorofilla. Ora, questa soluzione che è verde intensa se la diatomea è normale, è pur sempre verde nel caso che i cloroplasti siano poco imbruniti; ed è bruna soltanto quando il loro imbrunimento è molto avanzato. Dimostrano intanto queste osservazioni sulle diatomee, in modo indiscutibile, che il succo gastrico ha la proprietà di far divenire bruna la clorofilla. Nulla di strano dunque che ciò avvenga per quella dell' *Ulva*.

Ma è anche facile di trovare la causa di questa trasformazione. È già noto da lungo tempo che il contenuto gastrico dell' Aplisia è acido, ed anch' io ho potuto verificare questa reazione, nessun caso eccettuato. Ora, se si prende una foglia di *Ulva* e si immerge in un liquido acido, essa, presto se l'acidità è forte, lentamente se è debole, assume il medesimo colore bruno che nello stomaco, come si può osservare macro- e microscopicamente. La stessa trasformazione avviene in un estratto alcoolico di *Ulva*, per l'aggiunta di qualche goccia di HCl.

Ricerche più precise e sicure in proposito sono le ricerche spettroscopiche. Lo spettro normale della clorofilla viene modificato colla acidificazione nel modo che è esposto più avanti, sì che lo spettro della clorofilla normale e della clorofilla acida sono nettamente caratterizzati, distinti tra loro e riconoscibili. Orbene, vi sono delle condizioni nelle quali le feci delle Aplisie, raccolte nella vasca o prese nell' intestino, sono costituite di resti incolori e poi di una quantità straordinaria di quei grani bruni. Facendo un estratto alcoolico di queste feci, ho potuto riconoscere in esso nel modo il più netto lo spettro della clorofilla acidificata. Questo argomento è completamente decisivo, giacchè in quelle feci non vi sono altro che quei grani bruni che siano colorati; il resto è costituito da detriti specialmente di pareti cellulosiche delle cellule vegetali. Bisogna dunque concludere che i grani bruni del contenuto gastrico e intestinale devono il loro colore alla clorofilla acidificata; e quindi che sono cellule dell' *Ulva* o parti di cellule modificate per l'azione dei liquidi digerenti. Ma poichè questa conclusione mi condurrà ad altre relative alla funzione epatica, che sono in completa opposizione con affermazioni del Frenzel, non mi staccherò

Digitized by Google

di portare argomenti diretti e indiretti che la confermino, ogni volta che capiti l'occasione.

Intanto, confrontando ancora i grani bruni colle cellule da cui derivano, vediamo che la loro grandezza è minore. Ciò può accadere in parte per i processi digestivi, che, anche senza sciogliere la clorofilla, abbiano sciolto altre sostanze, sì che tutta la parte verde della cellula si sia contratta. E che sia così lo dimostra per esempio la sparizione dell' amido: in un grano bruno non c'è mai amido, mentre è dimostrato abbondantissimo dalla reazione dell' I (soluzione iodo-iodurata con tracce di $H^2SO^4$) nell' *Ulva* normale. Anche nelle altre forme di digestione l'amido sparisce molto presto, ed insieme all' amido forse anche altre sostanze vengono disciolte, forse anche parte della clorofilla; si ha dunque una potente ragione nei processi digestivi per la diminuzione di volume. Ma non è escluso che una cellula possa dar luogo a più di un grano, frammentandosi.

Abbiamo dunque, per l'osservazione dei precedenti fatti, da concludere relativamente alla digestione nel canale digerente, che essa è incostante nella sua forma. Ma ora che ci siamo resi conto esattamente degli effetti della acidità sulla clorofilla, possiamo spingere oltre le nostre considerazioni. Si osservi come, quando ci sono grani bruni, i resti incolori delle cellule siano sempre a struttura finamente granulosa. Quando non vi sono grani bruni, può avvenire, ma è raro; in generale le cellule sono trasparenti e senza granulazione. E ancora: quando ci sono i grani bruni, le pareti intercellulari spariscono. Quando essi non ci sono, e specialmente nella forma di digestione a granuli, quelle pareti sono conservate, come lo sono nelle esperienze di Bottazzi. Questi due fatti, struttura granulare e sparizione delle pareti intercellulari sono dunque legati all' acidità dello stomaco, la quale — ne abbiamo nel colore della clorofilla un indice sicuro — non è sempre costante nella sua intensità. Quanto alla struttura granulare, è evidentemente essa la conseguenza di una precipitazione proteica, dovuta appunto all' acidità del succo gastrico. Conferma questa idea il fatto che un poco di HCl diluito su erba normale anche di terra produce immediatamente quello stesso aspetto granuloso del protoplasma. Nel caso delle Aplisie, i granuli di precipitato si trovano poi anche liberi nel liquido gastrico, e vi si ritrovano abbondantissimi dopo che le cellule dell' *Ulva* si sono rotte e divise.

L'altro fatto, delle pareti intercellulari, è più importante. Giac-

Digitized by Google

chè Bottazzi ha anche fatto esperienze di digestione artificiale sul cellulosio, con resultato negativo. Mentre che, perchè i cloroplasti e i grani bruni possano uscire dalle cellule, è evidente che le pareti di cellulosio si devono rompere in qualche modo, e, giacchè è difficile pensare ad altri meccanismi di rottura, più precisamente devono venire digerite. Non è necessario che ciò avvenga delle pareti esterne dell' *Ulva*, più grosse e resistenti, ma almeno per le pareti intercellulari deve avvenire. Veramente, una volta dimostrato che nelle digestioni artificiali il succo gastrico manca di una proprietà che ha normalmente, quella di imbrunire la clorofilla, ed anche di dar luogo a quei varii processi di digestione, oltre il granulare, che abbiamo descritto, nessuna conclusione negativa si può trarre da esperienze di digestione artificiale, fatte nelle stesse condizioni. Insisto su questa digestione del cellulosio, non essendo essa generale negli animali. Sappiamo infatti come esso sia quasi completamente indigeribile nell' uomo e nei carnivori. Non deve però destare meraviglia che le Aplisie, animali erbivori per eccellenza, possano digerirlo; questo non è fatto nuovo, giacchè, nella chiocciola Biedermann & Moritz (98) hanno seguito il processo digestivo del cellulosio nel succo gastrico, microscopicamente e chimicamente. Torneremo quindi a parlare di questa questione, a proposito della chiocciola.

Intanto mi preme di stabilire nel succo gastrico l'esistenza di:

1) un enzima amilolitico, che si trova sempre ed agisce rapidamente nei primi momenti della digestione;

2) un enzima cellulosolitico, che si trova ed agisce nei primi momenti della digestione e dopo meno energicamente. A proposito della chiocciola è ancora discussa tale questione, e mostrato come esso probabilmente cessi di agire in periodi più avanzati (considerazioni sulle ricerche di Bottazzi);

3) un enzima proteolitico, che agisce più tardi, generalmente. Infatti i cloroplasti integri dei primi stadii digestivi accennano a una mancata proteolisi, mentre i grani bruni, per la loro contrazione e per la clorofilla precipitata che in essi si trova, dimostrano la proteolisi. Non può evidentemente precipitare in granuli la clorofilla, se non viene digerita la sostanza proteica con cui essa è combinata nel cloroplasto;

4) un acido, che esiste sempre, ma in maggior copia sopraggiunge quando arriva il fermento proteolitico. Esso non è la stessa cosa del fermento proteolitico, perchè qualche volta si ha proteolisi

Digitized by Google

(digestione che conduce alla clorofilla precipitata in granuli verdi), senza acidificazione (clorofilla verde — mancanza del precipitato proteico granuloso).

In piena estate sembra che queste varie sostanze agiscano più contemporaneamente, giacchè manca quasi del tutto la forma di digestione che conduce alla formazione di cloroplasti liberi ed integri, e l'imbrunimento della clorofilla è molto più rapido.

Le diatomee, di cui ho già detto qualche cosa, vengono evidentemente anch' esse digerite dai succhi del canale digerente. Infatti si possono osservare tutti gli stadii che conducono dalla diatomea normale alla diatomea privata di tutti i suoi cloroplasti, di cui cioè non si vede altro che il guscio; si potrà talora trattare di diatomee ingerite morte, ma il fatto di trovare (anzi queste sono le forme più frequenti) diatomee con pochi cloroplasti, e più o meno secondo i casi, indica che anche i gusci vuoti derivano, in parte almeno, da diatomee normali digerite dalle Aplisie. L'amido anche sparisce; mentre le diatomee piene di cloroplasti ne sono molto ricche ed anneriscono molto con la reazione dell' jodio, è difficile che dell' amido esista in quelle con ormai pochi cloroplasti. Al solito, l'imbrunimento della clorofilla non avviene sempre di pari passo colla intensità dei processi digestivi; si trovano spesso diatomee piene di cloroplasti, imbruniti, altre volte diatomee con pochissimi, anche solo uno o due cloroplasti, ancora verdi. Quello che accade della clorofilla e dei cloroplasti delle diatomee non saprei dirlo. Per la grande scarsità di esse, in confronto colle cellule dell' *Ulva*, è ben difficile riconoscere se, tra la varietà straordinaria di grani bruni derivati dall' *Ulva*, ve ne sia qualcuno che derivi invece dalle diatomee; ciò può essere, ma io non posso nè affermarlo nè negarlo. Solo osservo che grani bruni i quali abbiano il significato di quelli dell' *Ulva*, vale a dire di cellule intere o grossi pezzi (esclusa solo la parete di cellulosio) non ve ne possono essere liberi derivanti dalle diatomee; infatti in esse la sparizione dei cloroplasti avviene gradualmente; e già a priori non si intenderebbe come tutta la parte vitale della diatomea potesse uscire dal guscio, attraversandolo; ma è difficile anche pensare che i cloroplasti isolati, ma interi, lo attraversino; è probabile dunque che in questo caso avvenga il processo di dissoluzione, che già abbiamo visto esistere per l'*Ulva*. I gusci vengono sempre eliminati colle feci, nè sembra che siano affatto attaccati dal-

Digitized by Google

l'acido del succo gastrico. Infatti, anche nelle feci, sono sempre integri.

Descrivendo il contenuto del canale digerente mi sono riferito specialmente all' ingluvie. Ma tutte le stesse forme si possono trovare in tutte le parti del canale digerente, compresa la camera epatica e il cieco e i canalini epatici. Le feci stesse sono costituite dei medesimi materiali, strettamente agglutinati col muco cecale. Sono solo i grossi pezzi di erba, che difficilmente si incontrano al di sotto dello stomaco trituratore. Ma dopo avere accennato alle questioni della meccanica del canale digerente, ed in modo speciale al funzionamento della valvola intestinale, bisogna che mi soffermi un poco anche sulle diverse condizioni in cui si trovano i materiali nel canale digerente, a seconda dello stato di nutrizione ecc.

In primo luogo, ho osservato che in estate le feci sono di un colorito quasi sempre bruno o bruno scuro, mentre che nella stagione più fredda (si riferiscono le mie osservazioni non al di là del novembre, ma già era molto abbassata la temperatura) è frequentissimo il colore verde. Ciò indicherebbe una minore acidità del succo gastrico, o una minore azione dell' acido a temperatura più bassa, o forse anche un generale rallentamento delle funzioni digestive. Se prendiamo a considerare quello che accade nel novembre, ci troviamo di fronte a un fatto molto caratteristico. Animali presi freschi dal mare, o che hanno mangiato da poco nelle vasche del laboratorio, emettono feci verdi, quasi senza eccezione. E il colore verde è così intenso come quello di una densissima soluzione alcoolica di clorofilla; molto più scuro quindi del colore dell' *Ulva*. L'esame microscopico di queste feci dimostra in esse l'esistenza di molti cloroplasti liberi, più o meno scoloriti, e cellule vegetali più o meno trasformate, ma sempre intensamente verdi. Lo spettro dell' estratto alcoolico è quello della clorofilla non acidificata. Grani bruni pochissimi. Pezzi di erba assai grossi, poco spezzettati e poco modificati si trovano tanto più facilmente quanto più abbondante era stato il pasto. Le prime feci appartenenti all' ultimo pasto (riconoscibili per il colore da eventuali resti di un pasto precedente) ne sono più ricche, spesso esse sono ammassi informi, specialmente se si tratti di un pasto molto abbondante dopo un lungo digiuno. Le feci più tardive cominciano a presentare più grani bruni e meno forme della digestione verde (mi si permetta questa espressione abbreviata); ma spesso occorre più d'un giorno prima

Digitized by Google

che le feci assumano un colore bruno chiaro. Le successioni dei colori sono: verde scuro, verde più chiaro, poi tendente al giallo-bruno, giallo-bruno chiaro, fino al bruno scuro quasi nero. Quando il colore è giallo-bruno (spettro della clorofilla acidificata) i grani bruni predominano, le forme verdi scarseggiano, poi spariscono del tutto. Ma anche nei singoli grani bruni l'aspetto cambia, inquantochè il colore è dapprima più chiaro, nelle feci più tardive più scuro, e le dimensioni sono anche, in queste ultime, più piccole, cioè i grani stessi vanno sempre più impiccolendo. Questi diversi aspetti delle feci sono l'espressione di un fatto semplicissimo: che esse vengono emesse a tutti gli stadii della digestione, sì che le prime naturalmente contengono forme quali si osservano a preferenza anche nell' ingluvie nei primi stadii, le ultime, forme degli ultimi.

Questo fatto, di trovare nelle prime feci tante forme di cellule anche affatto inalterate, il che significa perdere una quantità considerevole di materiali ingeriti, mi ha fatto molto pensare. Esso può dipendere unicamente dall' avere le Aplisie in generale abbondanti alimenti a loro disposizione, sì che mangiano voracemente anche più del necessario, troppo per la capacità volumetrica e la potenzialità digestiva del loro canale digerente. Ma anche dopo un pasto non molto abbondante in esperienze di laboratorio, o in Aplisie venute fresche dal mare e in cui si trovi l'ingluvie non molto riempita, quando lo stadio della digestione è precoce le feci contengono grandissima quantità di forme indigerite. Dunque, oltre che nella quantità eccessiva di erba mangiata, può ricercarsi la causa di questo fatto in altre condizioni del canale digerente. Esso dà evidenti segni, espellendo feci subito poco dopo il pasto, ed espellendo feci ricche di materiali indigeriti anche dopo pasti poco abbondanti, dà evidenti segni di una necessità ineluttabile di espellere feci, durante tutto il periodo digestivo. Queste prime feci non hanno il significato di resti indigeribili o di resti di un pasto sovrabbondante: sono dunque l'espressione di condizioni speciali, meccaniche, del canale digerente. E si può facilmente riconoscere quali siano queste condizioni speciali, basandosi sulle nozioni acquistate intorno alla meccanica del canale digerente. Abbiamo visto che gli alimenti entrano nei canali epatici e come vi entrano. Lo scopo di questo fatto a più tardi. Ricordiamo che la valvola intestinale è una ed una sola, che funziona come un tutto, nè esistono meccanismi che aprano separatamente la porzione gastrica o la cecale. Subito dopo il pasto, quando i primi materiali

Digitized by Google

penetrano nella camera epatica, non essendovi ancora materiale che, riempendo l'intestino, offra una certa resistenza al passaggio per quella via di quelli espulsi dallo stomaco, qualche cosa vi passa direttamente, senza aver percorsa la lunga via del cieco, e quindi uscendo anche dall' intestino senza la forma caratteristica dei cordoncini aggomitolati. Dopo questo primissimo momento, le ciglia vibratili dei canali di passaggio, le quali funzionano sempre, tendono a svuotare i canali epatici, cacciandone via i materiali in qualunque stato si trovino, avviandoli verso il cieco, dove divengono feci. Per questo movimento delle ciglia, i canalini epatici non possono restare pieni se nuovo materiale non sopraggiunge continuamente per compensare questa corrente retrograda. Il contenuto dei canalini insomma ha sempre una doppia corrente, periferica, lungo l'epitelio vibratile, retrograda, mentre evidentemente i liquidi spinti dentro i canalini passano nel mezzo. Se questo meccanismo può in certo modo considerarsi come difettoso, perchè i materiali usciti dai canalini, digeriti o no, passano per il cieco e vengono espulsi come feci, d'altra parte è forse questo moto continuo un potente fattore per quei processi di assorbimento che studieremo tra breve.

Queste speciali condizioni delle feci potrebbero ancora servire a dimostrare che i grani bruni non sono altro che trasformazioni delle cellule vegetali. Infatti si osserva proprio una graduale sostituzione, che arriva ad esser completa, dei grani bruni alle cellule verdi, più tempo che passa dopo il pasto.

Alcune poche osservazioni sul contenuto del canale digerente durante il digiuno termineranno questo capitolo. Dopo la grande espulsione di feci che avviene a poca distanza dal pasto, e che seguita ancora notevole per un giorno o due, ad intervalli, gradualmente diminuisce la quantità di feci che viene espulsa; ma anche dopo qualche giorno può venirne cacciato un po', specialmente se l'animale, pur restando nella vasca, viene stimolato meccanicamente e smosso. Però, dopo diversi giorni l'espulsione di feci diviene insignificante o nulla; così p. e., non si trovano feci nella vasca pulita ove siano poste Aplisie digiunanti da 8—10 giorni. Però nell' interno dell' intestino si può trovarne una piccola quantità anche dopo digiuno prolungato. Per contro, l'ingluvie dopo lungo digiuno non contiene più nessun detrito alimentare. Il suo abbondante contenuto in gran parte liquido, che vi si trova, come abbiam detto, in un periodo avanzato della digestione, a poco a poco diminuisce, e sono specialmente i detriti alimentari che se ne vanno o vengono



Digitized by Google

ulteriormente digeriti. Infine resta solo un poco di liquido scarso, molto scarso dopo 10—15 giorni di digiuno, senza detriti. Naturalmente questo »senza detriti« va inteso non con esattezza matematica. Ricercando attentamente, esaminando più gocce di liquido al microscopio, può essere che qualche grano bruno si possa ancora scorgere, e anche dei pezzetti di *Ulva* senza più struttura e con diversi grani bruni addossati. Forme verdi è rarissimo che vi si possano scorgere. Questo scarso contenuto è ancora acido.

Va ricordato che i grani bruni presenti nello stomaco durante il digiuno sono molto più piccoli del consueto. Si guardino p. e. quelli della Fig. 35. Essi son tolti da un animale preso fresco dal mare; ma siccome tutto il canale digerente era svuotato, con scarsi detriti e una certa quantità di liquido, è evidente che si trattava di un animale a digiuno da qualche tempo. Si trovan più piccoli, e ciò indica, senza dubbio, che un lento processo di digestione continua su di essi per parte del succo gastrico, quando vi rimangano a lungo a contatto.

Per quello che si riferisce a lunghi digiuni, come i sopra ricordati, si tratta sempre di esperienze fatte non in piena estate; giacchè in questo caso la temperatura troppo elevata (circa 30°) non permetteva alle Aplisie di resistere a un soggiorno così prolungato nelle vasche del laboratorio, a digiuno.

### 5. Fegato. — Cellule assorbenti clorofilliche.

Cominciando dalle cellule assorbenti clorofilliche (Körnerzellen, Frenzel — Leberzellen, Barfurth — Resorptionszellen, Biedermann & Moritz) prendiamole ad esaminare dapprima in un animale riccamente pasciuto e in stato di digestione non troppo avanzata (veggasi p. e. la Fig. 54). Il fondo della cellula, la parte protoplasmatica, è quasi completamente nascosta da quei corpi colorati. Essa ha una struttura assai finamente granulosa, e poco più se ne può dire. La forma generale è allungata, un poco appuntita, e un po' ricurva, irregolarmente; la base non è raggiunta dai corpi pigmentati. In un punto assai vicino alla base si trova il nucleo, che appare come una macchia più chiara tra i corpi scuri, e della cui struttura ben poco si vede. Quello che più interessa di studiare particolarmente sono i corpi pigmentati. Ve ne è di due qualità: più grandi, bruni, e più piccoli, verdi. Si trovano anche cellule ripiene di soli corpi bruni e, molto più raramente, di soli corpi

Digitized by Google

verdi o quasi. La prima questione che si presenta è: che cosa sono tutti questi corpi? — Cominciamo dai più scuri. Quando si osservano in cellule in cui sono molto ammassati, non se ne distingue bene la struttura, ed essi appaiono anche più scuri di quando sono in cellule meno ricche di essi, o liberi. Ma siccome per quest' ultimo caso può nascere il dubbio, nell' esame a fresco, di aver sott' occhio un grano contenuto in un canalino epatico e proveniente dagli elementi, anzichè un grano derivante realmente da una cellula, prendo in considerazione solo grani di cui potevo esser sicuro che, anzichè liberi, erano dentro a una cellula. Ne ho disegnato uno a 1000 d. nella Fig. 62, che appunto si trovava in queste condizioni. Esso ricorda i grani bruni del canale digerente, e si potrebbe ravvicinare p. e. a quelli figurati nelle Fig. 47 e 48. Anche alcuni dentro la cellula 52 sono molto simili. Quello della Fig. 63, molto scuro, si può ravvicinare a quelli delle Fig. 43 e 44. Anche quelli delle Fig. 60 e 61 sono interessanti, perchè alcuni di quei granuli interni più scuri non hanno un aspetto angoloso, ma sono rotondeggianti, come i cloroplasti bruni nel contenuto gastrico. Ma la dimostrazione che i grani bruni del canale digerente e quelli di queste cellule sono tutto una cosa, resulterà evidente ancor più da argomenti indiretti. Dimostrarlo direttamente con figure è difficile, perchè i grani bruni sono così varii nel loro aspetto che non ve ne sono due uguali tra loro. È quindi solo l'immenso numero che ne ho potuto osservare quotidianamente, sia nel canale digerente, sia nelle cellule, quello che, anche per via diretta, mi ha dato la certezza assoluta di questo fatto. I corpi più chiari, verdi, sono dello stesso colore dei cloroplasti liberi che si trovano nel canale digerente; per rifrangenza pure sono identici ad essi; soltanto più spesso tondi che ellissoidi, e in questo generalmente differiscono un poco da quelli del canale digerente. La grandezza è su per giù la stessa. Il resultato delle mie osservazioni è dunque questo: le Körnerzellen di Frenzel nelle Aplisie sono cellule in cui si trovano cloroplasti e grani bruni — trasformazioni di cellule dell' *Ulva* i quali derivano dal contenuto del canale digerente. Cominciamo ora la lunga serie degli argomenti dimostrativi indiretti.

È noto da un pezzo che nel fegato dei Molluschi, ossia di alcuni Molluschi, si trova della clorofilla. L'estratto alcoolico ne dà lo spettro. Io ho potuto riconoscere che, più precisamente, lo spettro dell' estratto alcoolico del fegato è quello della clorofilla acidificata, uguale cioè a quello dell' estratto dei grani bruni. Ma,



Digitized by Google

si può dire, nei canalini epatici vi sono grani bruni provenienti dal canale digerente. Ad essi devesi lo spettro. Ora, a meno che non si voglia fare obbiezioni per partito preso, tale argomento non ha valore. Perchè, se l'estratto si fa quando l'animale è digiuno da uno o due giorni, con contenuto del canale digerente scarso, con canalini epatici non molto riempiti, si trova ugualmente che lo spettro della clorofilla acidificata è intensissimo. Ricordo ancora la reazione di solubilità nell' alcool di questi grani endocellulari. La reazione la ho fatta su sezioni di pezzi inclusi in gomma-sciroppo, in cui i grani erano conservati. Nei pezzi inclusi in paraffina, che passano per alcool e toluolo od altro, non vengon mai conservati. Ma gli argomenti più caratteristici derivano dall' osservazione di queste cellule in varii stati di alimentazione dell' animale.

Se si esaminano animali venuti freschi dal mare, i grani, più o meno, son sempre abbondanti. Le differenze sono nei rapporti tra grani verdi e grani bruni. Tolgo qualche esempio molto significativo dai miei appunti giornalieri.

I. *Aplysia depilans*, freschissima. Il contenuto dell' ingluvie (al solito acido) consta di moltissima *Ulva*, quasi tutta verde, assai frammentata. Però, vi sono dei piccoli tratti, visibili a occhio nudo, di color marrone, e da uno di questi è tolta la Fig. 32. Il contenuto intestinale è pure in parte verde, ma vi sono anche molti grani bruni. Tra le forme verdi sono interessanti quelle rappresentate nella Fig. 24. Le Körnerzellen sono di aspetto vario: alcune completamente verdi, o quasi (p. e. Fig. 53 un po' contratta), altre invece più ricche di grani bruni, che in alcune sono l'unico contenuto. Il colore bruno o marrone non è mai diffuso. Nella Fig. 54 appare il contrario, ma quel colorito di fondo è dovuto (come si riconosce fochettando con cura) ai grani bruni che si trovano in piani diversi da quelli che sono rappresentati nella figura, e quindi fuor di fuoco. Invece il colore verde può trovarsi in certo modo diffuso (v. Fig. 56). Se si tratti di una vera colorazione diffusa o di un ammasso di granuli minutissimi non è riconoscibile con sicurezza, ma questa seconda ipotesi appare più probabile. Fin qui i miei appunti. Aggiungo, quanto a quest' ultima questione, che l'ipotesi dei minuti granuli è resa probabile anche dal fatto che, come ho già detto più sopra, una delle forme della trasformazione digestiva conduce appunto alla formazione e alla liberazione di minutissimi granuli di clorofilla (Fig. 20). Questa Aplisia era, come si rileva dall' osservazione del contenuto del canale digerente, in

Digitized by Google

uno stadio non avanzato della digestione, o meglio a non molta distanza dall' ultimo pasto. Infatti il contenuto dell' ingluvie era molto abbondante e molto ricco di erba; l'abbondanza delle forme verdi abbiamo già imparato a conoscere che è pure segno caratteristico di aver mangiato non molto prima. Si noti la coincidenza di questi due fatti: la abbondanza di forme verdi nel canale digerente — l'abbondanza di grani verdi nelle Körnerzellen. È molto raro trovare di queste cellule quasi interamente verdi, come in questo individuo ho osservato e come è disegnato nella figura.

II. *Aplysia limacina*, freschissima. L'ingluvie non contiene molta roba, e quello che vi si trova è per la massima parte in avanzata digestione. Sono detriti in generale assai piccoli, alcuni con confini netti (ne è disegnato uno a 50 d. nella Fig. 27), altri col margine irregolarmente spezzato. A più forte ingrandimento si vede che i grani son quasi tutti bruni, e assai piccoli (Fig. 28). Vi è qualche grano verdognolo, ma pochissimi. Diverse diatomee, un po' imbrunite, ed alcune svuotate del contenuto pigmentato (Fig. 50). Nel fegato, le Körnerzellen hanno i grani tutti bruni e assai scuri. Vi sono anche delle cellule senza grani pigmentati (Fig. 58) con dei corpi tondeggianti incolori (grani scoloritisi dentro alla cellula?). Evidentemente era un pezzetto che l'animale non mangiava: ciò è evidente per il fatto che, dopo un pasto, rimane assai a lungo un abbondante contenuto nell' ingluvie.

Si noti la coincidenza: grani bruni (verdognoli per eccezione) nel canale digerente — grani bruni nelle Körnerzellen.

III. *Aplysia limacina*, venuta colla precedente, ed esaminata, invece che subito, dopo 3 giorni di digiuno. I due animali erano della stessa grandezza e presentavano, al loro arrivo, uguali condizioni di tonicità. Il colore della ghiandola ermafrodita era in questa seconda (quando fu aperta) un rosso mattone assai eccezionale per quest' organo. Lo stesso colore aveva la ghiandola ermafrodita dell' altra Aplisia. Tutto concorre a far credere che fossero, all' arrivo, in condizioni fisiologiche molto simili. Contenuto del canale digerente su per giù come nell' animale precedente; forse più scarso. Isolare una Körnerzelle nel fegato è impresa difficilissima. Provando a lungo, con numerosissimi e ripetuti tentativi, non riesco ad esser sicuro di avere sott' occhio realmente una cellula integra, anzichè un frammento o un aggregato di granuli. Però in queste strutture non definibili i grani bruni sono ben riconoscibili. Essi sono piuttosto scarsi, spesso un po' scoloriti. Ab-

Digitized by Google

bondano invece quei corpi tondeggianti incolori trovati anche nell'animale precedente. I granuli nei grani non sono riconoscibili, in generale, nonostante che i grani stessi sian radi e si possano esaminare con facilità separatamente (v. per queste cose la Fig. 59).

È notevole come in questo animale, assoggettato a un breve digiuno, i grani bruni delle cellule siano molto diminuiti, e si osservino specialmente nella Fig. 59 quegli stadii di scolorimento.

IV. *Aplysia limacina*, tre giorni a digiuno in laboratorio. Contenuto dell' ingluvie liquido assai acido, con scarsissimi detriti. Feci, nell' intestino, con grani bruni. Esse non sono molto abbondanti. Le Körnerzellen sono piuttosto sottili, con pareti grinzose, anzichè distese come negli animali ben pasciuti. I grani offrono speciali modificazioni. Ve ne ha dei bruni, al solito, ma relativamente assai chiari e contenenti granuli di colore simile e un po' più scuri, secondo il solito (qualcuno di questi granuli è disegnato nella Fig. 64). Altri grani hanno i granuli di color rosa, pur essendo i grani stessi verde-bruni (Fig. 65). Altri infine sono completamente divenuti rosa coi granuli più scuri, più o meno fitti (Fig. 66) o senza granuli (Fig. 67). Gli stadii intermedii a quelli disegnati sono varii e numerosi. I granuli sono per lo più tondeggianti, con contorno più scuro, e ben distinti. I grani rosa sono per lo più assai esattamente sferici.

Si osservi come la diminuzione dei grani per causa del digiuno non dipenda da eliminazione dei grani stessi, ma da trasformazione di essi nell' interno delle cellule: nelle feci non si ritrovano mai grani rosa.

V. *Aplysia limacina*, a digiuno da 11 giorni. Contenuto dell'ingluvie (acido) con scarsi detriti. Nell' intestino, poche feci giallognole chiare, in cui si osserva qualche grano bruno o verde poco alterato. Nel fegato, grani bruni nemmeno uno. Körnerzellen, difficilissime a vedersi; impossibile nel loro stato naturale. Ho visto dei corpi ovali molto piccoli, di struttura indefinibile, che erano probabilmente esse, prive dei grani e un po' contratte.

In accordo colla mancanza dei grani sta il fatto che l'estratto alcoolico del fegato mostra lo spettro della clorofilla appena riconoscibile: la stria fondamentale è appena visibile.

VI. *Aplysia limacina*. A digiuno da 10 giorni, insieme colla precedente. Oggi, posta a ore 9 in una vasca coll' *Ulva*, ha mangiato per qualche ora molto voracemente, e poi si è posta ferma e tranquilla attaccata a una parete laterale del bacino. Alle 15 è

Digitized by Google

aperta ed esaminata. Ingluvie pienissima di *Ulva* in pezzi grossi, nell' intestino feci verdi con cloroplasti liberi, senza grani bruni. Fegato: nessun grano bruno, nemmeno uno, nè dentro, nè fuori delle cellule. Körnerzellen in stato normale non son riuscito a vederle. Tutt' al più in forma ovale assai allungata. Quelle divenute completamente sferiche non superano 8—10 $\mu$. Esse contengono grani verdi, del solito aspetto, forme e dimensioni.

VII. *Aplysia limacina*, venuta insieme colle precedenti e tenuta a digiuno nella stessa vasca. Dopo 11 giorni, a ore 9 viene posta in una vasca con dell' *Ulva*, mentre la V veniva esaminata. Mangia per lungo tempo. A ore 17 viene tolta da questa vasca, e rimessa in quella dove era prima, senza erba. Aveva già spontaneamente cessato di mangiare, e stava ferma, piuttosto rigonfiata, attaccata a una parete laterale del bacino. Il giorno seguente viene aperta ed esaminata a ore 10. Ingluvie non troppo distesa, piena di *Ulva* in pezzi ancora grossi, e con liquido scarso. Contenuto intestinale verde. Al microscopio, prevalgono le forme verdi, ma vi sono anche grani bruni. Fegato: Körnerzellen piccole e con pochi grani, tanto bruni, quanto verdi (p. e. Fig. 52). Questa cellula che ho disegnato è una delle più grandi e più piene di grani. I grani bruni mostrano spesso evidente la loro struttura, con granuli più scuri nell' interno (Fig. 62). Si trovano nell' interno delle cellule misti senza regola coi verdi, e sempre verso un lato della cellula che spesso si riconosce (dalla posizione del nucleo) essere la base. Se ne trova però sempre qualcuno anche all' apice o a mezza via. La cellula disegnata è evidentemente già un po' contratta, specialmente dal lato della base, che è rotondeggiante, anzichè tagliata come nelle Fig. 54, 55 ecc.

La presenza di questi grani nelle cellule è quanto mai significativa. Abbiamo visto infatti che col lungo digiuno essi spariscono del tutto (e l'osservazione l'ho fatta tante volte, che non è affatto dubbia); dunque in quest' animale i grani derivano dal nuovo pasto, dal pasto dopo il digiuno: i grani nelle cellule sono dunque conseguenza immediata del pasto.

E, confrontando le due ultime esperienze, prima entrano i grani verdi, poi i grani bruni e verdi insieme. Ciò è in accordo coi processi digestivi: i cloroplasti liberi appaiono quasi subito dopo il pasto, i grani bruni più tardi. Ripeto che le esperienze di cui ho citato qualche esempio, le ho fatte numerose, e ripetendole nelle stesse condizioni, sì che i resultati, che ho ottenuto concordi, non

Digitized by Google

sono dubbii. In due parole, deriva dallo studio delle Körnerzellen nelle varie condizioni sperimentali e naturali di alimentazione, che i grani in esse contenuti spariscono col digiuno, tornano colla nuova alimentazione. Prima i verdi, poi i bruni. Per questa via dunque si dimostra il loro significato funzionale di grani assorbiti. E qui fermiamoci un momento a discutere le opinioni di Barfurth e di Frenzel in proposito, già tra loro discordi. I grani bruni sono, secondo il B., grani di escreto, secondo l'altro, di secreto. Ma quali prove adducono? Ambedue la stessa, interpretata diversamente, cioè l'esistenza dei grani bruni nelle feci, specialmente nelle feci del digiuno. L'uno dice: dunque si tratta di un' escrezione; l'altro pensa alla possibilità che un secreto venga eliminato nel digiuno per la via intestinale, e considera perciò questi grani delle feci come secreto sovrabbondante, che non serve quando l'animale non mangia, che, non venendo impiegato, viene eliminato. Vero è che nei Cefalopodi accade qualche cosa di simile. Ma in essi le forme che, come dirò, io pure ho interpretato come forme secretive, si trovano nelle feci soltanto nel digiuno. Invece per i grani dell' *Aplysia*, non solo la eliminazione per le feci avviene anche non nel digiuno, ma anzi nel digiuno è scarsissima, abbondantissima al contrario dopo i pasti, non subito, ma quando la digestione è un poco inoltrata. Quest' osservazione, così facile a farsi quando non ci si limiti a studiare il solo fegato, avrebbe salvato il Frenzel da quella sua interpretazione. E poi: come mai, se è vero che questi grani sono secreto e che il secreto si forma ugualmente nel fegato durante il digiuno, tanto da venire eliminato per sovrabbondanza, come mai accade invece proprio il contrario, vale a dire coll' aumentare della durata del digiuno i grani stessi vanno diminuendo fino a sparire, dentro le cellule epatiche? La formazione di secreto nel digiuno la riscontreremo, sì, tra breve, per altre forme, in altre cellule. Avremo in esse uno straordinario aumento di gocce nel digiuno, tanto che in un animale digiuno esse sono la prima cosa che si vede, in uno ben nutrito, dopo un pasto abbondante, quelle stesse forme si devono ricercare con fatica per trovarne poche. Ma a proposito dei grani bruni succede il fatto diametralmente opposto. Ed è strano che il Frenzel, il quale dice di avere osservato Aplisie dopo lungo digiuno, non se ne sia accorto. Quanto all' opinione di Barfurth, è vero che i grani bruni si trovano nelle feci, nelle quali vanno diminuendo lentamente nel digiuno, come farebbe un escreto. Ma essi si trovano abbondantissimi nell' ingluvie, e vi rimangono anche a lungo nel

Digitized by Google

digiuno, caratteri che difficilmente potrebbero essere posseduti da un' escrezione epatica. A parte queste considerazioni vi sono varii fatti che dimostrano la derivazione diretta dei grani bruni dalle cellule vegetali, direttamente nell' ingluvie: gli stadii di passaggio tra cellule verdi, pezzi di esse e grani bruni; il fatto che i grani bruni dell' ingluvie si trovano per la massima parte non liberi, ma addossati a resti delle pareti cellulosiche, o spesso (la cosa non è proprio dimostrabile coll' osservazione, ma si riceve questa impressione) proprio dentro cellule alterate; il fatto che il succo gastrico deve imbrunire la clorofilla dell' *Ulva* nell' ingluvie, come fa di quella delle Diatomee, sulla cui identificazione, come sopra ho notato, non è possibile prendere abbagli, e non vi sono nell' ingluvie altre forme brune oltre questi grani di cui vado discutendo. Nè nella lunga serie delle mie ricerche — esperienze ed osservazioni — o anche nel leggere i lavori dei precedenti autori, vagliandone i risultati, salvo i casi in cui questi erano errati, mi sono mai imbattuto in un solo fatto, in un solo dato, istologico o sperimentale, il quale contraddicesse alla ipotesi dell' assorbimento di questi grani, o solamente richiedesse uno sforzo di interpretazione per accordarsi con quella supposizione. Altre questioni relative ad altre cellule del fegato lasceranno, come vedremo, ancora dei dubbii. Ma questa io la ritengo dimostrata nel modo più indiscutibile.

Io non starò a discutere particolarmente tutto ciò che dice il Frenzel, giacchè i dati particolari relativi alle tante specie che ha preso in esame, non sono di mia competenza; nè hanno un grande interesse. Tanto più che egli dà evidenti prove nelle Aplisie (e queste sono tra gli animali che ha più studiato) di esser stato altrettanto incompleto quanto particolareggiato nelle descrizioni e nelle osservazioni. Ed incorre anche in errori veramente curiosi. Per esempio egli descrive e parla continuamente di »Körnerballen«, intendendo con questo che i grani bruni non siano sparsi liberamente nelle cellule, ma raccolti e racchiusi in una specie di capsula o qualche cosa di simile. Ora, questo fatto è del tutto insussistente. Dal concetto dell' assorbimento dei grani dal di fuori, gradualmente e belli e formati, resulta già quasi a priori che l'affermazione del Frenzel è inesatta. Ma si osservino le mie figure, che rappresentano quasi il cammino che percorrono i grani, si veda come essi si trovano sparsi per tutta la cellula, e, quando ve ne sono pochi, disseminati, senza nulla che li racchiuda riunendoli in un gruppo. L'errore del Frenzel deriva da una falsa interpretazione delle cellule contratte. Quando esse,

Digitized by Google

contraendosi, divengono sferiche, spesso spezzandosi e formando più di una sfera, questi globi contenenti i grani corrispondono perfettamente al concetto dei Körnerballen; ed infatti egli disegna dei Körnerballen derivati »aus« una Körnerzelle, che non sono altro, evidentemente, che una di queste cellule contratta, o una sua parte, come è quella che è rappresentata dalla mia Fig. 60, troppo piccola per essere una cellula intera. Ma, quello che è addirittura curiosissimo, è che egli stesso nella tavola a colori dello stesso lavoro (la 1ª parte della monografia), disegna una »kugelig gewordene« Körnerzelle di *Capsa fragilis* (sua Fig. 10) la quale, salvo l'aspetto un po' diverso dei grani, è del tutto uguale a un Körnerballen di *Aplysia* (Fig. 6)! E così ancora altre volte. La differenza è questa, che nella »kugelig gewordene Körnerzelle« disegna il nucleo, nel Ballen no. Ma forse che il nucleo non può rimaner nascosto da tutti quei fitti grani? E si noti che nei suoi Ballen sono un poco più fitti e pressati. Ma siccome egli non ha veduto a fresco una Körnerzelle non contratta, non ha potuto accorgersi quale realmente fosse la disposizione dei grani. Nei preparati, ove sono scoloriti, ma pur visibili, anche si può accorgersi che non esiste traccia di Körnerballen; nè vi è bisogno che siano eccessivamente buoni per questo scopo. Onde assolutamente non si capisce come egli sia caduto in questo errore. Mi si perdoni questa digressione di natura polemica, ma siccome il lungo lavoro del Frenzel può apparire a prima vista, per le descrizioni particolareggiate e minuziose, molto accurato e tale da destare fiducia, occupandomi dello stesso argomento ed avendo ottenuto resultati diversi, mi è necessario dimostrare almeno con qualche esempio, che è del tutto l'opposto. Un altro resultato del Frenzel che non posso affatto confermare è, che i grani bruni siano tingibili da molti colori, quali l'emallume, il carmino ecc.; disciolto il pigmento con alcool e portato via, non più. Giacchè, come dimostrerò a proposito della *Pleurobranchaea Meckelii*, egli ha confuso colle Körnerzellen delle Aplisie, cellule secernenti di questo animale, che non hanno niente a che fare colle Körnerzellen, e queste cellule secernenti, le quali si trovano anche nell' *Aplysia* (ove egli non le ha descritte in questo stadio) hanno delle gocce che si possono tingere con i colori nucleari, ho tutto il diritto di credere che, quando egli parla di Körnerzellen i cui grani si sono tinti con tali colori, si tratti invece di tali cellule. Se egli queste colorazioni le avesse fatte con Körnerzellen allo stato naturale, non potrei avere tale sospetto, perchè la loro forma è assai

Digitized by Google

caratteristica per distinguerla. Ma egli Körnerzellen allo stato naturale non ne ha vedute, giacchè neppure una ne ha disegnata. Onde deve aver fatte le reazioni su quei frammenti indecifrabili che a me pure si presentavano unici nell' esame del fegato, durante le prime osservazioni. Questi frammenti indecifrabili sono per lo più Körnerzellen o loro parti, arrotondate, ma vi son misti aggregati di gocce di secreto, e questo avviene specialmente negli animali a digiuno, quando le Körnerzellen diminuiscono e le gocce di secreto aumentano. Io ho tentato invano di colorare i grani bruni. Per queste prove mi sono servito di sezioni di pezzi immersi in gommasciroppo senz' altro ed ivi inclusi, secondo il metodo descritto nella parte tecnica. Questi preparati, non buoni istologicamente, si prestano però molto bene per simili ed altre ricerche microchimiche (in tutti quei casi in cui non si tratti di ricercare corpi solubili nell'acqua), perchè le sostanze del tessuto non sono affatto alterate dal processo di preparazione. In queste sezioni le altre cellule si colorano, le Körnerzellen piene di grani restano del colore bruno ed i grani immutati. Invece una certa colorazione dei grani la ho avuta qualche volta nelle sezioni di pezzi fissati in sublimato acetico (solita formula) ed inclusi in paraffina. La colorazione non è omogenea, e vi sono dei grani coloriti e di quelli che non lo sono. Veggasi la Fig. 117; i grani appaiono con un contorno scuro e una colorazione molto più debole, che, nella figura, sembra colorazione generale di tutto il grano; e così anche appare nel vero, a prima vista; ma fochettando diligentemente ci si persuade che questa apparenza è dovuta al fatto che il colore ha tinto tutta la periferia del grano e non l'interno.

Quanto all' interpretazione di questo fatto, per prima cosa, rimane escluso che la colorabilità dipenda dalla sostanza verdebruna (clorofilla) dei grani, perchè nelle mie esperienze grani ancora pigmentati non si son tinti, e grani non più pigmentati si sono tinti. Nè si può dire l'opposto, che la clorofilla impedisca la colorazione, perchè anche sui grani scoloriti la colorabilità è tutt' altro che costante, anche nello stesso preparato. Ma tenendo conto del fatto che la colorazione è più periferica e interstiziale che altro, e che spesso oltre la colorazione di quei globetti, si osserva una colorazione irregolare, in seno al protoplasma, in forma di piccoli trattetti lineari, l'ipotesi più probabile è che la sostanza che si tinge non sia appartenente ai grani, ma al protoplasma della cellula, e si tratti di enzimi o sostanze affini, dei quali deve bene esisterne

Digitized by Google

dentro alla cellula, la quale ha la proprietà di distruggere in seno a sè stessa i grani. Ed è noto come spesso i fermenti si tingano coi colori nucleari. Che qualche volta i grani si tingano e qualche altra no, senza legame coll' esistenza della clorofilla, non apparisce strano con questa ipotesi: giacchè non tutti i fegati sono nello stesso stadio di digestione endocellulare, e nemmeno è necessario che lo siano tutte le cellule di un fegato o tutti i grani di una cellula. Cosicchè, senza dare un valore troppo positivo a questa supposizione, io ritengo però che essa possa essere nel vero[1].

Nelle sezioni di pezzi inclusi in paraffina, le cellule clorofilliche perdono dunque il caratteristico loro aspetto, quello che mi ha guidato nella ricerca, dovuto ai grani pigmentati. Nè si può distinguere una speciale struttura del protoplasma, il quale appare un po' irregolarmente granuloso. Con un esame diligente si può vedere, nonostante la mancanza del pigmento, se i grani vi sono o no, anche quando non si tingono. Ma non è mai un resultato molto sicuro, nè così istruttivo come nell' esame a fresco.

Il nucleo è sempre presso alla base della cellula; la forma generale di essa è allungata, ma non si riesce facilmente a vedere elementi così appuntati come capita di osservare nell' esame a fresco. Un principio di contrazione è dunque frutto inevitabile dei reagenti, in questi elementi così delicati (v. le Fig. 116 e 117).

Ma per quale meccanismo avviene l'ingresso dei cloroplasti e dei grani bruni nelle cellule epatiche? Vedere in azione questo processo non mi è mai riuscito, e vano sarebbe il pretendere di riuscirvi. Giacchè, come ho più volte ripetuto, tutte le cellule del fegato, quando si dilacera cogli aghi o con qualunque altra tecnica, si alterano con grandissima facilità, si rompono, si contraggono. Vedere una cellula assorbente isolata e perfettamente normale è raro, e tanto più quanto più la cellula è vuota di grani e in via di riempirsi; proprio cioè nel momento che sarebbe il più opportuno per sperare di potervi vedere entrare dei grani. Nè si può pretendere di vedere entrare dei grani in una cellula la cui superficie ha cominciato, sia pur poco, a contrarsi. E poi, quando si isola una cellula dalle compagne, bisogna che tutto ciò che si vede nel campo

[1] Potrebbe anche darsi che si tratti di resti di nuclei vegetali, assorbiti come le altre parti della cellule dell' *Ulva*. La questione sarebbe interessante, ma non ho potuto raccogliere dati in proposito.

Digitized by Google

del microscopio sia molto rado, onde è ben difficile che dei grani si trovino proprio accanto alla cellula, nelle condizioni favorevoli all' assorbimento. E d'altra parte, se si osservano cellule non bene isolate, o gruppi di cellule, per l'intensità della pigmentazione non si può riuscire a discernere niente.

Dobbiamo perciò procedere per via di induzioni, basandoci su quelle proprietà delle cellule in questione, che sono facilmente riconoscibili. Osservo in primo luogo che può sembrare a prima vista che queste cellule abbiano una membranella assai netta, ma che tale apparenza è errata. Sembra ciò specialmente quando si vedono scorrere le cellule per stretti canali artificialmente prodottisi in seno al tessuto epatico frantumato e maltrattato dalla tecnica d'osservazione, ciò che accade assai di frequente, spesso corrispondendo essi a veri canalini epatici. Le cellule si allungano, per poter passare, e, passate, si contraggono di nuovo un po', e sembra di vedere una membranella elastica contenente un liquido perfettamente mobile. Su per giù come avverrebbe, se potesse una bolla di sapone, senza rompersi, passare per uno stretto canale, allungandosi. Ma, appunto come una bolla di sapone, appena la cellula si rompe, dividendosi in due o più parti, in ciascuna parte si ricostituisce alla superficie una membranella di uguale natura, assumendo ciascuna parte la forma sferica. È evidente che si tratta qua di fenomeni di tensione superficiale, puri e semplici. La membranella della cellula normale non è che lo strato superficiale del contenuto della cellula, molto fluido, e fornito di una tensione superficiale superiore a quella del liquido ambiente. Ma perchè, anche se si manovra con delicatezza, raramente accade di vedere forme sferiche derivate da queste cellule, le quali per la grandezza loro possano far supporre di essere derivate da una intera cellula, non spezzata, ma semplicemente contratta? Anzi, quando si riesce ad isolare una cellula senza che si rompa, anche osservata a lungo essa si contrae in generale poco, arrotondando un po' gli estremi, e se produce forme sferiche, ne produce più di una, dividendosi. Nè ho veduto mai due forme sferiche vicine fondersi in una sola sfera più grande. Tutti questi fenomeni possono dipendere da proprietà speciali delle cellule, ma giacchè in esse, il cui contenuto è prevalentemente liquido e molto scorrevole, i fenomeni della tensione superficiale sembrano avere grande importanza, mi pare che il ricercarne la causa in questi stessi fenomeni sia perfettamente giustificato. Tanto più che le proprietà di queste cellule, considerate

Digitized by Google

come gocce immerse in seno a un liquido differente, sono perfettamente quelle stesse che presentano gocce di liquido in certe condizioni; si ponga un poco di toluolo in cui sia sciolto qualche pigmento, p. e. clorofilla, in forma di goccia sull' acqua; gli si avvicini un pezzettino di grasso pure galleggiante, p. e. una gocciolina di olio d'oliva; si vedrà la goccia di toluolo un poco allungarsi verso l'olio, il quale, appena stabilitosi il contatto, subito vi penetra fino nel centro, e si discioglie lentamente. Ma io voglio ancora insistere sul fatto della completa mollezza di queste cellule, del contenuto loro molto liquido e molto scorrevole, della membranella esterna dovuta esclusivamente alle proprietà della tensione superficiale. Tutte condizioni le quali permettono il paragone con gocce liquide non vive, senza restrizioni. Questo paragone appare anche più lecito quando si faccia una considerazione: che non potrebbero subito divenire sferiche queste cellule, appena isolate, se vi fosse in esse una trama solida o semisolida, un reticolo protoplasmatico di una certa consistenza; bisogna al contrario che tutto il protoplasma sia quasi perfettamente liquido. Non appaia dunque strano se queste cellule presentano e così abbondante e ricco il fenomeno di assorbimento dei grani che abbiamo descritto.

I grani entrano dunque nelle cellule per le loro proprietà fisiche. Non si possono vedere nelle nostre cellule gli abbondanti e lunghi pseudopodi delle amebe, ma qualche pseudopode ho potuto osservarlo qualche volta (Fig. 57); ma per lo più credo che non se ne formino, o ben poco accentuati; nè la presenza di veri pseudopodi è necessaria per un assorbimento di grani dovuto a fenomeni di tensione superficiale, come avviene nel caso citato della goccia di toluolo.

Io ho parlato di assorbimento di grani per parte del fegato, e già altri prima di me hanno parlato di assorbimento di sostanze liquide (glicogeno — ossia, sostanze capaci di formarlo — e grasso). Quale significato ha questo assorbimento — questo processo che è stato indicato collo stesso nome che è dato a un fenomeno il quale avviene nel canale digerente di tutti gli animali o quasi? È necessario distinguere i due fenomeni, giacchè sono molto diversi. Quando un cane si alimenta con grasso, e poi questo grasso si ritrova nel dotto toracico, o con qualunque sostanza che, nella stessa forma anche alterata, si ritrova nel sistema linfatico o nel sangue, la parete dell' intestino ha avuto un ufficio, che può essere per così

Digitized by Google

dire difficile dal punto di vista della permeabilità, ma che è, nel fatto molto semplice: si è lasciata traversare dalla sostanza in questione, e, se la ha trasformata, si tratta sempre probabilmente di processi chimici non complicati, forse polimerizzazione, dovuti a disidratazione o simili. Ulteriori trasformazioni delle sostanze così assorbite, cioè passate in circolo, vengono fatte forse in seno al sangue, certamente dai varii organi ghiandolari dell' organismo, le cui cellule operano un nuovo assorbimento delle sostanze in circolo, passando queste attraverso alla parete dei capillari sanguigni e alla parete delle cellule stesse, per penetrare in esse. Tale è, per esempio, il destino di quei grassi e di quegli idrati di carbonio che come grassi o come glicogeno si trovano poi nel fegato degli animali superiori.

Nei Gasteropodi il processo di assorbimento per parte del fegato ha un significato, per così dire, più sintetico. Giacchè il fegato è nello stesso tempo organo di assorbimento e organo ghiandolare (da paragonarsi al fegato degli animali superiori, e insieme al pancreas ecc.). Le funzioni di questi organi, se esistono nei Gasteropodi, sono certamente esercitate dal fegato, che ne è quasi l'unico organo ghiandolare. L'assorbimento epatico dei Gasteropodi non è passaggio attraverso a uno strato di cellule, come l'assorbimento intestinale negli altri animali. Almeno, un assorbimento di tal genere con diretto passaggio nel sangue, nessuno lo ha dimostrato e nemmeno supposto. L'assorbimento epatico corrisponde di più, per la natura del fenomeno, all' assorbimento dal sangue delle cellule ghiandolari degli animali in genere. Ma siccome anzichè dal sangue avviene direttamente dal contenuto del canale digerente, è un processo abbreviato, sintetico, che con un semplice passaggio attraverso alla parete esterna di una cellula, colla penetrazione dal di fuori al di dentro di essa, riassume procedimenti molteplici che si verificano in altri animali, e forse, in parte, anche in questi stessi.

Ed infatti, il glicogeno ed il grasso che si trovano nelle cellule del fegato, e che probabilmente derivano direttamente dal contenuto del canale digerente (per quanto dimostrato in modo indiscutibile non sia) vi rimangono come sostanze di riserva, nello stesso modo che negli altri animali negli organi ghiandolari. Lo stesso accade delle sostanze calcaree (*Helix*). E, più che per queste sostanze, il significato complesso dell' assorbimento epatico, quale vado illustrando, è dimostrato chiaramente per i cloroplasti e i grani bruni. Nelle cellule epatiche infatti lentamente la clorofilla si altera, cambiando di colore e poi scolorandosi, e le altre sostanze del cloroplasto e

Digitized by Google

del grano bruno anche devon venire necessariamente consumate, giacchè dentro le cellule dopo un certo tempo non ci è più traccia nè di grani bruni, nè di cloroplasti (i quali, anche quando sono scoloriti, sono riconoscibili) e le loro trasformazioni incolore non si trovano nelle feci. Ora, se si pensa che il cloroplasto ed anche il grano bruno rappresentano parti di cellule vegetali che sono state alterate punto o poco dalla digestione nel canale digerente, si vede quanto complessa deve essere la funzione chimica delle cellule del fegato sopra a questi materiali. Una digestione endocellulare è necessario ammetterla, la quale verrebbe operata dai succhi endocellulari senza formazione di vacuoli digerenti come avviene negli organismi unicellulari. Ma ciò non è una difficoltà, giacchè non è necessario che un processo si svolga ovunque perfettamente nello stesso modo. Tanto più che vi sono dei fatti i quali possono spiegare la ragione della differenza. Nei Protozoi la digestione endocellulare è acida, anzi deve essere potentemente acida, visto che (io stesso ho fatto questa osservazione) la clorofilla delle alghe ingerite, nelle Vorticelle, imbrunisce in modo molto intenso; l'acidità pare che sia una condizione necessaria alla digestione, visto che tutti gli animali hanno dei succhi digerenti acidi; ma questa necessità, come è noto, non deriva dalla impossibilità che una digestione si operi con reazione alcalina, giacchè molti succhi digerenti, e, nell' uomo, il secreto pancreatico che è più attivo del secreto gastrico, esplicano la loro azione quando la reazione è alcalina; questa necessità di un secreto acido deriva probabilmente dal bisogno di impedire lo sviluppo dei microrganismi. Ora, l'Infusorio, che digerisce soltanto dentro la cellula, ha bisogno di avere là il secreto acido; e questo acido è anche necessario che sia isolato dal protoplasma per non danneggiarlo ed ucciderlo; onde la necessità del vacuolo. Qua nell'*Aplysia*, gli alimenti, già disinfettati nell' ingluvie, si trovano nelle condizioni in cui sono nell' uomo quando, subìta l'azione del succo gastrico, passano nell' intestino e vengono digeriti in reazione alcalina; può esser benissimo che la digestione endocellulare nel fegato dell' *Aplysia* avvenga con reazione alcalina, anzi ciò è probabile; e non deve meravigliar più, data questa possibilità, la digestione senza un vero vacuolo digerente, perchè la necessità di esso è tolta colla mancata acidità, la digestione può compiersi impunemente in mezzo al protoplasma.

Riprendendo il discorso, una digestione endocellulare è necessario ammetterla nelle nostre cellule assorbenti. Nè probabilmente

Digitized by Google

l'azione delle cellule si limita a produrre dai composti alimentari composti più semplici, di digestione, i quali vengano utilizzati e trasformati da altre cellule di nuovo in composti più complessi, proprii della vita animale dei Gasteropodi stessi. Non è inverosimile che queste medesime cellule operino qualche cosa in questo stesso senso, giacchè esse formano la parte quantitativamente più importante degli organi ghiandolari dei Gasteropodi. Chè se la nostra ipotesi relativa alle cellule sferulose — che esse siano essenzialmente legate al metabolismo degli idrati di carbonio — è vera, tutto ciò sarebbe ancora meglio lumeggiato da questa particolare divisione di lavoro tra le cellule sferulose e le assorbenti clorofilliche. Infatti, gli idrati di carbonio (amido) che vengono digeriti rapidamente in seno al canale digerente, non verrebbero assorbiti dalle cellule clorofilliche. In conferma di questa ipotesi sta anche il fatto che, quando queste cellule sono piene di cloroplasti e grani bruni, come sempre avviene dopo pasti abbondanti, non vi è più posto per altro, e appena rimane la possibilità che esistano ancora tra i varii grani i sottili reticolati protoplasmatici proprii della cellula. D'altra parte, lo zucchero che si trova abbondante nel fegato, da qualche cellula (direttamente o indirettamente — ma probabilmente direttamente) deve essere certamente assorbito. Nè, si badi bene, questo zucchero può trovarsi soltanto dentro i grani bruni. Esso infatti nel canale digerente esiste sciolto nella parte liquida (v. già le ricerche di Claude Bernard, 53).

Riferisco qui alcune osservazioni sulla *Limnaea stagnalis*, della quale non tratto in modo particolare nel presente lavoro. Ma esse sono di notevole importanza nello studio di questi fatti, perchè dentro alle cellule del fegato di questo animale, io ho potuto constatare qualche volta con certezza l'esistenza di cellule vegetali rotonde, integre, perfettamente simili a quelle contenute nell' ingluvie; cellule vegetali intere che qualche volta erano ancora verdi e con i cloroplasti ben conservati. Più spesso i cloroplasti sono alterati, avendo dato luogo alla formazione di minuti e fitti granuli bruni.

### 6. Fegato (segue) — Cellule secernenti a grosse gocce.

Le cellule secernenti a grosse gocce (incomincio da queste) offrono nelle Aplisie alcuni caratteri molto costanti, altri invece molto



Digitized by Google

variabili. È costante la loro posizione (v. pag. 306) e il fatto di contenere nel loro interno delle gocce pigmentate di color verde o giallo-bruno, colori che ricordano perfettamente quelli della clorofilla naturale od acidificata. Ma siccome i pigmenti delle cellule secernenti sono insolubili in alcool ed etere ecc., la somiglianza è solo apparente. Non sono pigmenti clorofillici. Lo dimostra anche il fatto che gli stessi (o simili) pigmenti si trovano in cellule, che dimostreremo omologhe, di animali carnivori che non hanno quasi mai clorofilla nel fegato (*Pleurobranchaea* ecc.).

Del resto, la forma delle gocce e la loro struttura e grandezza, il loro colorito, la loro abbondanza è soggetta a variazioni notevolissime nelle varie condizioni della nutrizione.

La forma generale della cellula è per lo più poco o punto allungata, a contorno irregolare; v. p. e. la Fig. 118; questa è tolta da una sezione di pezzo fissato in sublimato e incluso in paraffina. Il colore delle gocce non è al naturale, perchè esse si sono un poco scurite colla tionina, la quale ho adoperato per colorire il preparato. Il nucleo si tinge assai intensamente e mostra una struttura caratteristica. Si tinge, colla tionina, la membrana nucleare, il nucleolo, che mostra di esser composto come di quattro pallottoline riunite, e delle granulazioni di cromatina sparse nel plasma nucleare, che spiccano notevolmente sul fondo, tinto in rosa dall' eosina. La sostanza cromatica è dunque diffusa, spezzettata. Una zona protoplasmatica contorna la grossa goccia, zona trasparente, scolorita. La goccia, anzi l'insieme di molte gocce (come mostra la figura) è separata dal protoplasma, raccolta in una parte di esso. Questo insieme è ciò che FRENZEL ha chiamato Fermentballen, e che io chiamerò massa di secreto. Ma non tutte le cellule secernenti son così costituite; molte, che sono evidentemente in uno stadio diverso, hanno le gocce sparse nel protoplasma, senza che esista una massa di secreto, con una zona protoplasmatica esterna distinta. V. le Fig. 119 e 120 che rappresentano la stessa cellula in due sezioni contigue. Il nucleo è misto colle gocce scure. Anche questi Fermentballen di FRENZEL vanno dunque accettati con riserva.

Per intenderci riguardo alle denominazioni, chiamo dunque masse di secreto quei radunamenti di gocce che si trovano dentro le cellule secernenti, gocce di secreto quelle gocce di vario colore che si trovano in varie posizioni, sia dentro alle cellule, sia fuori. E, più precisamente, quelle situate come nella Fig. 75, a guisa di rete tra cellule di altra natura, chiamo gocce interstiziali.

Digitized by Google

Cominciamo a vedere, con qualche esempio, in quali condizioni queste masse di secreto si trovino più o meno abbondanti.

*Aplysia depilans* VIII. — Arrivata ieri dal mare. Ieri emetteva feci verdi, stamattina feci bruni, con grani bruni. A ore 9 le si dà da mangiare; essa continua il pasto fino verso le 14; alle 15 1/2 si prende ed osserva. Contenuto intestinale: feci verdissime, di un colore molto più intenso che quello dell' *Ulva*, tanto scuro quanto una soluzione di clorofilla molto densa; vi sono misti pochi grani bruni. Contenuto gastrico pure verde. Nel fegato, cellule clorofilliche quasi tutte verdi in alcune parti dell' organo, in altre anche un poco marroni. Le masse di secreto sono scarsissime e molto scolorite. La loro scarsezza è proprio notevolissima; bisogna cercare molto attentamente per trovarne una, a fatica. Gocce di secreto poche, piccole, assai gialline.

Quest' animale era in condizioni di nutrizione assai caratteristiche: era arrivato dal mare non molto dopo un pasto, probabilmente anche assai abbondante, come lo dimostra il fatto dell' emissione delle feci verdi. E già subito la mattina dopo, le feci nuove emesse erano molto cambiate di colore, molto brune; ciò indica che la digestione era proceduta attiva e rapida.

*Aplysia limacina* VI a digiuno da 10 giorni (v. pag. 334). Tutto il fegato è pienissimo di masse di secreto, scurissime, fino al nero. Se ne contano fino a 12 e più, nel campo dell' obbiettivo semiapocromatico $\frac{1}{15}$ a imm., ocul. 4. Gocce di secreto abbondanti, a formare quella rete simile a quella disegnata nella Fig. 75.

*Aplysia limitans* V — a digiuno da 11 giorni (v. pag. 334). Masse di secreto ugualmente abbondanti.

Potrei riferire molti altri esempi, i quali tutti confermerebbero questo fatto, che le masse di secreto sono abbondantissime dopo il digiuno, specialmente dopo un lungo digiuno. Molto più scarse in condizioni normali. Questo tanto nella *depilans* quanto nella *limacina*. Specialmente nella *depilans* poi, vi sono delle condizioni speciali in cui si riducono a pochissime. (V. l'esempio sopra citato.)

*Aplysia limacina* IX — a digiuno da 13 giorni, e poi a mangiare per due giorni. Cellule clorofilliche con qualche grano. Masse nere abbondanti, ma molto meno che nelle due Aplisie ultime citate.

Vediamo, con questo animale, di nuovo diminuire le masse di secreto col pasto, dopo un lungo digiuno. Anche l'Aplisia VI aveva



Digitized by Google

mangiato (v. pag. 334) dopo il digiuno, ma da troppo poco tempo perchè si avesse un effetto sensibile.

Escluse le due ipotesi che queste masse siano un prodotto di assorbimento — infatti esse spariscono coll' alimentazione e appaiono col digiuno, specialmente di lunga durata — o che siano forme escretive — esse infatti non si trovano mai nelle feci (tranne eccezioni rarissime, casualmente, e, in ogni caso, non si potrebbe capire come mai si accumulassero in tal quantità col digiuno e venissero eliminate dopo l'alimentazione) — escluse queste due ipotesi resta più facile il compito di dimostrare che esse rappresentino realmente un secreto attivo nella digestione. Intanto, è evidente che son formate di un materiale il quale si consuma tanto più quanto più l'animale mangia. Ed interessante è a questo proposito il primo esempio riportato, in cui si trattava di un animale che, dopo una attiva digestione e un nuovo abbondante e lungo pasto, non aveva quasi più di quelle masse. Ora, giacchè sappiamo che il fegato è una ghiandola digerente, che secerne dei fermenti con azione digestiva, e questo fermento o i suoi antecedenti devono evidentemente soddisfare alle condizioni di consumarsi nella digestione, riformandosi poi nel corso del digiuno, l'identificare quelle masse, le quali soddisfano a quelle condizioni, con questi fermenti, non è davvero cosa azzardata. Ma altri argomenti appoggiano questa ipotesi. Come è noto, il contenuto gastrico delle Aplisie è sempre acido. Ora, l'estratto epatico in acqua distillata, che è normalmente alcalino (Bottazzi, **01**), se viene fatto in un animale dopo lungo digiuno, è acido. Questo fatto prova da un lato che l'acidità del contenuto gastrico è dovuta almeno in parte al secreto epatico. Ma d'altro lato, si osservi anche questa coincidenza, che l'estratto è acido proprio quando le così dette masse di secreto sono abbondantissime. Tutti questi fatti vanno perfettamente d'accordo tra di loro, ritenendo che queste masse rappresentino un secreto del fegato, secreto acido, e quindi acide le masse e tutto l'estratto epatico quando esse sono abbondantissime; mentre nelle altre condizioni prevalgono gli altri succhi cellulari, alcalini.

Di più, anticipando qualche notizia, osserviamo quello che accade nella *Pleurobranchaea Meckelii* e nei Cefalopodi. Tanto nell' una quanto negli altri non si nota un considerevole aumento di quelle masse pigmentate che dimostreremo essere omologhe a queste masse di secreto, dopo il digiuno. Ma nei Cefalopodi molte di quelle masse vengono eliminate per l'intestino; eliminazione che non avviene

Digitized by Google

per nulla in condizioni normali, e che si verifica a causa del digiuno. Nella *Pleurobranchaea* esse non vengono eliminate, ma in quella parte dell' intestino che corrisponde alla camera epatica e al cieco dell' Aplisia, si trova negli animali a digiuno un liquido assai denso, fortemente acido e molto pigmentato, abbondantemente raccolto. In esso generalmente non si riscontrano grani o gocce, al microscopio, ma la sua colorazione ne mostra i rapporti intimi con le masse pigmentate del fegato, giacchè il colore è lo stesso. Queste diverse conseguenze del digiuno in animali diversi, sopra le masse pigmentate — che dimostreremo omologhe per i loro caratteri strutturali, per il modo di formazione ecc. — sono quanto mai significative. Giacchè tutte queste conseguenze vanno d'accordo coll'ipotesi che le masse pigmentate siano masse di secreto, anzi di fermento digerente, secreto dal fegato.

Non so quanta certezza di significato abbia l'annerimento con ac. osmico, come caratteristica dei fermenti (Nussbaum). Ma questa reazione qua si verifica e resulta evidente in molti miei preparati fissati con miscele osmiche. Devo aggiungere che la tionina colora queste masse, a differenza della maggior parte delle ordinarie sostanze coloranti. Dunque, se le reazioni dei fermenti non sono sicure, sta però il fatto che queste masse almeno non contraddicono a quelle che si suppongono proprietà caratteristiche dei fermenti.

Che queste masse siano fermenti secreti dal fegato e pronti ad essere utilizzati, io lo ritengo dunque sicuro. Ma nel descriverne il modo d'origine e di distruzione, questi stessi processi ne saranno nuova conferma.

Ecco come essi si posson ricostruire.

Abbiamo visto già che alcune di queste cellule hanno il nucleo appartato, e tutta la massa pigmentata raccolta in un insieme; questa forma anzi è la più comune, ed anche tutte le volte che, senza vedere il nucleo, ho disegnato solo una massa di secreto, fuoruscita dalla cellula, ma integra e completa come p. e. quella della Fig. 85, è da ritenere che si tratti di questo caso. Qualche altra volta invece, il nucleo è immerso in quella sostanza più pallida in cui sono immerse anche le gocce. Osserviamo ancora che quell' alone più chiaro che circonda la massa scurissima di secreto (p. e. Fig. 75) non è costante, ma anzi è per lo più mancante (Fig. 77—79 ecc.). Nelle Aplisie tenute molto lungamente a digiuno l'alone non c'è, per lo più. Siccome col digiuno queste masse aumentano, vanno formandosi, e non distruggendosi, di questi stadii che appaiono

Digitized by Google

essere consecutivi, questo della massa scura senza alone, con nucleo appartato, è probabilmente l'ultimo, e tutto il processo si compie in questo modo e in questo senso. In seno al protoplasma comincia a formarsi del pigmento diffuso (Fig. 120, 69) che, come un' osservazione molto accurata coi più forti ingrandimenti fa intravedere, è sparso a guisa di minutissime goccioline riempienti tutta la cellula. Tali goccioline si addensano in una massa isolata, ed in parte si modificano, riunendosi a formare gocce più grosse, sempre più grosse, che appaiono più scure appunto per le loro dimensioni maggiori. Si vedono diverse grandezze di gocciole nell' interno della massa che si trova nella Fig. 118. Queste gocce grosse confluiscono del tutto, dando luogo a un' unica massa (p. e. Fig. 77), assorbendo a poco a poco tutte le minutissime gocce della zona esterna. Le osservazioni sulla *Pleurobranchaea* confermeranno questo procedimento.

Per ricercare le forme di disfacimento delle masse, dobbiamo ricorrere agli animali in quelle condizioni di nutrizione nelle quali abbiamo riscontrato una progressiva diminuzione delle masse stesse; vale a dire dopo il pasto, durante la digestione. Lo stadio culminante, in cui esiste questa massa di secreto isolata nella cellula e senza colore più chiaro, lo chiamerò stadio della riserva di secreto.

Ricordo dapprima una *Aplysia depilans* (X) freschissima, con contenuto gastrico molto abbondante e verde, dalla quale sono tolte le Fig. 76 e 89. — Si osservi la Fig. 76, e si ponga attenzione a quell' ammasso di piccole gocce, che insieme a una grossa massa di secreto sono contenute in una stessa cellula; almeno così appariva all' esame a fresco, nell' osservare quell' elemento che era completamente isolato. Di queste gocce, che ho, in varie intonazioni di colore, rappresentate in molte figure, è facile dimostrare l'origine dalle masse di secreto. In questo animale, che era in stato di digestione non ancora avanzata, moltissime delle masse di secreto, anzichè di forma regolare, si mostrano allungate con una evidente tendenza a dividersi in gocce più piccole. E si può spesso seguire questa divisione sotto il microscopio.

Una massa di secreto molto interessante è disegnata nella Fig. 89. Qui si vede in quel prolungamento sottile una graduale diminuzione nell' intensità del colore, col diminuire della grossezza. E l'estremità si mostra altrettanto chiara e di colore perfettamente simile a quello delle gocce piccole libere, quali sono quelle della Fig. 76. La rifrangenza di questo estremo sottile corrispondeva

Digitized by Google

pure perfettamente, all' aspetto, a quella delle gocce libere. Tali forme allungate sono artificiali e dovute alla pressione del vetrino, o naturali? Nei preparati di pezzi fissati non si trovano questi aspetti. Ciò però può dipendere dall' azione del fissativo, al cui contatto le gocce allungate si contraggono; poichè nei preparati a fresco non si osservano masse di secreto in quel modo allungate, altro che in speciali condizioni: quando la digestione è attiva e le masse sono scarse, e, per quel che si può indurre, in diminuzione. Negli animali a digiuno non si osservano mai, anche premendo il vetrino assai, a bella posta. E d'altra parte nelle condizioni opportune si osservano, anche curando di premere il meno possibile o di non premere. È dunque molto probabile che esse siano forme naturali e non artificialmente prodotte; ma se anche fosse in questo ultimo modo, resterebbe sempre questo fatto da notare, che le masse di secreto hanno, in quelle particolari condizioni, una grande tendenza a disfarsi, riducendosi in gocce più piccole. Ma questa tendenza si riconosce anche nell' interna struttura delle masse. Giacchè mentre, finito il periodo di formazione, esse non hanno caratteristiche notevoli di struttura, salvo talvolta qualche sferetta interna (si veda p. e. le Fig. 77—79), in queste speciali condizioni, quando l'osservazione del loro numero mostra che vanno diminuendo, gli aspetti loro sono svariatissimi, ma, nella grande varietà, sempre soddisfacendo a un carattere costante, quello cioè di contenere numerose gocce nell' interno o di constare di gocce più o meno grandi, insieme ammucchiate. Le Fig. 85 e 90 sono molto significative. La Fig. 91 rappresenta una delle gocce interne di una massa simile alla 90, isolata, perchè fuoriuscita artificialmente dalla massa stessa; si acquista, dal suo aspetto molto più chiaro, ancora una volta il concetto della derivazione delle gocce libere, di colore simile ad esse, dalle grandi masse. Le conseguenze di questa ipotesi, la quale è sufficientemente dimostrata dai varii casi di passaggio citati, sono assai caratteristiche. Ne deriva infatti che quella rete di sferette, rappresentate nella Fig. 75, ha origine dalle grandi masse di secreto, e così pure quelle figurate in posizione uguale nelle figure 104, 106 ecc. — Le forme di passaggio tra queste gocce, che ho chiamato gocce interstiziali, e di cui ne è rappresentate nelle Fig. 92—101, tra queste gocce e quelle che si vedono derivare senza dubbio dalle masse di secreto, dimostrano che esse derivano tutte da queste masse. D'altra parte, la mancanza di ogni rapporto colle cellule sferulose, a cui le gocce inter-

Digitized by Google

stiziali sono addossate, conferma questa idea. Dentro le sferulose infatti non si trovano nè sferule pigmentate, nè pigmento sparso. Le cellule sferulose possono molte volte sfuggire dal loro posto, nell' esame a fresco, ed allora non mai vi rimane dentro neppure una goccia interstiziale; e l'osservazione dei preparati inclusi in paraffina conferma sempre l'opinione che tali gocce siano appunto interstiziali, e non mai dentro le cellule sferulose. Le gocce possono trovarsi collo stesso colore e la stessa abbondanza attorno cellule che hanno struttura molto diversa (Fig. 75, 104, 106) o vice versa.

Dobbiamo dunque concludere che le masse di secreto si consumano riducendosi in gocce, sia che esse si formino internamente alle masse stesse, sia che le masse si allunghino, assottigliandosi e dividendosi; che le gocce si dispongono negli interstizii delle cellule sferulose. Evidentemente da questa posizione sono poi destinate a dissolversi, andando a far parte del contenuto dei canalini epatici.

Fermiamoci un momento ad esaminare i varii aspetti delle gocce, giacchè presenta un certo interesse. Quello che è evidentemente il più primitivo è rappresentato per esempio nella Fig. 76. Le gocce sembrano proprio pezzetti distaccatisi da una massa allungata simile alla 89. Simili sono quelle della Fig. 105, 106 ecc. Dopo un digiuno breve si trovano ancora di questo aspetto, come mostra appunto la Fig. 105 (3 giorni di digiuno). Ma dopo un lungo digiuno il colore tende più al verdognolo (Fig. 97, 98) ed è più frequente quella forma quasi ad 8, che si incontra però anche nelle gocce gialline. In alcune gocce poi, tra le più grandi specialmente, è notevole una particolare struttura raggiata, con una sferettina più scura nel mezzo (Fig. 98); per esaminare questa struttura bisogna fochettare diligentemente; essa è visibile distinta quando il fuoco è appena di pochissimo innalzato al di sopra del centro della goccia. Se si innalza ancora, la struttura non è più visibile e compare un colore rossastro in una zona anulare, subito interna alla linea nera che, in queste condizioni, limita la goccia; si passa così dalla Fig. 98 alla Fig. 99, nella quale ultima è rappresentata la stessa goccia, come si vede a fuoco più alto. Gli stessi riflessi rossi possono averli anche le gocce a 8. — Tutti questi minuti particolari non sono, a dir vero, molto interessanti, ma è necessario ricordarli, perchè solo così si può stabilire che anche le gocce che appaiono sempre rosse, come la 100, sono senza dubbio della medesima origine, potendovisi anche riconoscere la stessa struttura raggiata, visibile colle stesse precauzioni. Queste gocce di struttura compli-

Digitized by Google

cata e coi riflessi rossi spariscono assai presto, quando l'animale dopo il digiuno fa un pasto. Per esempio nell' Aplisia VII che dopo 11 giorni di digiuno era stata posta a mangiare per qualche ora ed esaminata il giorno dopo, ve ne erano poche rossastre; però ve ne erano ancora. In un' *Aplysia limacina* (XI) tenuta a mangiare per 3 giorni dopo 7 di digiuno, non ve ne erano punte, mentre erano abbondantissime le gocce di colore avana, simili a quelle rappresentate nella Fig. 104. Nel caso della figura si tratta di una *A. depilans* freschissima, in digestione avanzata, ma molto attiva ancora.

Gocce piccole e irregolari di forma si trovano specialmente quando tra le cellule sferulose ve ne sono scarse e rade, evidentemente le ultime rimaste dopo un' ampia provvista (Fig. 109); ciò dimostrano le condizioni dell' animale; si trattava, nel caso di questa figura, della stessa *Aplysia depilans* VIII, la quale vedemmo a pag. 347 che aveva consumato tutte, o quasi, le masse di secreto; le gocce erano pure scarse, dunque, siccome le masse di secreto si consumano passando attraverso allo stadio di gocce, e negli animali a digiuno anche le gocce sono abbondanti, è evidente che queste poche rappresentavano un ultimo resto.

È notevole un fatto, il quale mi aveva dapprima dato molto a pensare. A differenza dalle masse di secreto che si trovano molto abbondanti nel digiuno e poi vanno gradualmente diminuendo, le gocce quanto al loro numero non presentano affatto una simile regolarità di comportamento. Per riferirsi agli esempi già citati, si osservi in quale abbondanza si trovino le gocce (avana) nella Fig. 104. Quest' animale aveva invece piuttosto scarse le masse di secreto, delle quali se ne trovavano molte solo in parti speciali del fegato, in quelle espansioni dendritiche con cui esso ricopre parte della ghiandola ermafrodita. Orbene, qui si tratta di un animale abbondantissimamente nutrito e in avanzata digestione. Nel caso della Fig. 75, l'animale era in stadio di digestione più avanzata, anzi assai lontano dal pasto, giacchè il contenuto gastrico era assai scarso. Le gocce sono anche qui molto abbondanti (gialle), e in quest' animale erano anche notevolmente abbondanti le masse di secreto (di recente formazione, come mostra l'aspetto di quelle disegnate), e così anche in una *A. depilans* con contenuto gastrico ormai scarsissimo. Abbondanti nelle Aplisie a lungo digiuno, nè le differenze tra i vari casi accennano a dipendere da una regola semplice. Invece erano piuttosto scarse nell' *A. limacina* X da cui è

Digitized by Google

tolta la Fig. 76. Ed era un animale a stomaco molto pieno, ben pasciuto. Erano molto scarse in un' *A. depilans* ben pasciuta, nell'*A. limacina* IV che era stata 3 giorni a digiuno, e in molte altre.

Ma dopo riconosciuta la derivazione di queste gocce dalle masse di secreto, l'irregolarità del loro comportamento si comprende assai bene; esse infatti, essendo uno stadio di passaggio, devono dipendere da condizioni svariate e molteplici. Esse possono, appena formate, venire utilizzate o rimanere a lungo negli interstizii cellulari, e dipende la loro varia abbondanza, oltre che dalla loro formazione più o meno rapida, dal consumo, esso pure vario. È vero che questi elementi di variazione esistono anche per le masse di secreto; ma per queste, essendo il loro processo un vero processo di formazione nel senso chimico, quindi richiedente sempre di sicuro un certo tempo, essendo le masse stesse grandi ed abbondanti in modo da rappresentare una notevole provvista di riserva, quegli elementi di variazione non possono farsi sentire troppo rapidamente con intensità, ed esse si trovano in un certo modo a riparo dalle variazioni del momento. Invece le gocce, più piccole, facili probabilmente a formarsi, facili a consumarsi, essendo solubilissime, sono più esposte a tutti i più piccoli cambiamenti nelle condizioni di nutrizione dell' animale. Ma se esaminiamo particolarmente quello che accade delle gocce di un determinato aspetto e colore, e particolarmente ancora le condizioni di nutrizione degli animali, tutto diviene molto chiaro. Abbiamo visto che col digiuno le gocce divengono rossastre; orbene, accade sempre che dopo un nuovo pasto si trovano queste rossastre diminuite o sparite del tutto, a seconda dell' abbondanza del pasto e del tempo da esso decorso. Il fatto di trovare gocce di secreto anche negli animali a digiuno mostra che anche indipendentemente dagli stimoli provocati dagli alimenti avviene fino ad un certo grado la loro formazione dalle masse. E allora è molto caratteristico il fatto di trovare le gocce gialline (le quali rappresentano gocce formate recentemente) negli animali da poco assoggettati al digiuno. Le gocce avana sono invece le più frequenti nelle condizioni normali e rappresentano probabilmente anche esse gocce di recente formazione, ma formatesi in condizioni di più attiva digestione. Questa cosa può facilmente supporsi, data per esempio la loro presenza in quell' Aplisia (XI) che dopo 7 giorni di digiuno aveva mangiato per 3 giorni. L'esame del contenuto gastrico mostrava infatti che essa aveva ripresa attivamente le sue funzioni di digestione, e quello del fegato pure. Se ora torniamo a considerare la *A. depilans* I ben

Digitized by Google

pasciuta ed in attiva digestione, il ritrovarvi le gocce avana sta in accordo coll' ipotesi fatta sul loro significato funzionale.

Concludo dunque, in breve, che le masse di secreto formatesi da un prodotto elaborato dal protoplasma, e che si concentra in pallottole e poi in una massa unica o quasi nella cellula, si dividono poi di nuovo in gocce che si consumano man mano nella digestione, e vengono man mano riformate, avendo per dimora transitoria gli interstizii tra le cellule sferulose. Le masse di secreto sono una forma di riserva, e generalmente, come ho detto, arrivano ad essere una sola o due in una cellula; ma non è esclusa la possibilità che anche prima di raggiungere questo stadio, da una massa che abbia per esempio l'aspetto di quella rappresentata nella Fig. 118, si liberino gocce di secreto.

Dal punto di vista chimico, qualche modificazione devon subire questi secreti, nel passare dallo stato di massa di riserva a quello di gocce interstiziali. Infatti le gocce interstiziali sono solubilissime anche in acqua distillata, sì che non si conservano quasi nei preparati di pezzi fissati in liquidi acquosi. Se i pezzi non son passati per acqua, si può fare la reazione sulle sezioni, dopo attaccate al portaoggetti, sparaffinate ecc.; spariscono coll' acqua proprio rapidissimamente. Invece le masse di secreto sono molto più resistenti, non solo all' acqua distillata, ma anche agli acidi non troppo forti. E per questo si conservano in pezzi fissati in sublimato acetico o in liquidi osmici. E non dipende ciò dal fatto della loro maggiore grossezza, perchè facendo la reazione sulle sezioni attaccate al vetrino, si fanno sopra una sottilissima fettina, che non differisce dalle gocce altro che in superficie. Anzi si può facilmente persuadersi che l'acqua non le discioglie affatto, scolorandole soltanto un poco. Non si tratta dunque nel passaggio da una massa a delle gocce di un semplice cambiamento di forma. E questa trasformazione chimica che avviene — ignota, ma probabilmente di natura assai semplice — è anche interessante dal punto di vista teleologico, considerando che le masse di riserva sono destinate, in quello stato in cui si trovano, a conservarsi appunto come fornimento da spendersi poi gradualmente, le gocce invece a disciogliersi subito per potere rapidamente adempiere all' ufficio della digestione. Tanto la loro estrema solubilità quanto la loro posizione al di fuori delle cellule sono tutte condizioni che concorrono a questo scopo.

Si può forse ritenere che il secreto si trovi nelle masse di riserva in quella condizione di zimogeni nella quale si suole general-

Digitized by Google

mente ammettere che molti altri secreti si trovino finchè rimangono nell' interno delle cellule che li hanno prodotti.

### 7. Fegato (segue) — Cellule secernenti a piccole gocce.

Passo alle altre cellule secernenti, le cellule secernenti a piccole gocce. Queste sono molto interessanti e curiose. Di quello che riguarda la tecnica ho già discorso; giacchè a fresco non son riuscito a isolarle, per quel che concerne la cellula intera mi riferisco nella descrizione solo alle sezioni di pezzi in paraffina (veggasi la Fig. 116). Queste cellule sono molto allungate, ma non raggiungono mai l'altezza delle cellule clorofilliche con cui sono miste. Sono impiantate alla base su di una stessa linea insieme con esse; dove l'apice un poco appuntito arriva, in generale le cellule clorofilliche contigue si separano, sì che anche l'apice delle secernenti giunge alla cavità del canalino epatico. La grossezza è sempre di pochissimi $\mu$ (in generale 2 o 3). Data questa loro forma così esile e allungata, si capisce quanto sia difficile di trovarne nelle sezioni alcune che siano tutte comprese in un medesimo taglio, e che siano bene evidenti; per questo secondo scopo infatti bisogna fare le sezioni molto sottili (3 $\mu$) ed allora difficilmente tutta la cellula si trova in uno stesso taglio. Nella figura per esempio quella di mezzo vi compare solo in parte. — La struttura di queste cellule è assai semplice; esse contengono una quantità di gocce allineate per lo più su di una sola fila, diversamente colorate secondo i casi, e che riempiono la cellula quasi completamente fino alla base. Il nucleo, allungato e piccolo, si trova vicino alla base, in generale a un livello un poco più alto dei nuclei delle cellule clorofilliche circostanti.

La posizione di queste cellule è caratteristica. Esse si trovano dappertutto alternate colle clorofilliche, ed è rarissimo che due di queste siano contigue fra loro. Le cellule secernenti, siccome sono così esili e si interpongono in tutti gli interstizii tra le clorofilliche, si trovano in diverse poste accanto, quando rimane compresa nel taglio una porzione notevole in superficie del manicotto che formano intorno a ciascuna clorofillica. Allora, seguendo le sezioni in serie dalle due parti, si trova subito una cellula clorofillica, da ambo i lati.

La posizione di queste cellule ne fa una categoria completamente distinta dalle altre secernenti, senza che possano esservi dubbi. Giacchè, per ricordare il caso più netto, nei grandi canali epatici che percorrono un notevole tratto con direzione retta, troveremo

Digitized by Google

sempre cellule clorofilliche e secernenti a piccole gocce alternate nel modo ora descritto (epitelio del 1° tipo).

Esse variano per il colore e per la quantità, nelle diverse condizioni di nutrizione. Nel digiuno aumentano e divengono rosee in pochi giorni. Sebbene non si possa a fresco osservare distinta una di queste cellule intera, se ne possono studiare le sferule, che spesso rimangono aderenti a qualche cellula clorofillica più o meno nettamente isolata, o formano ammassi informi insieme con i grani bruni. E così mostra per esempio la Fig. 59 queste gocce divenute rosa dopo 3 giorni di digiuno. Queste gocce divengono rosa molto prima delle altre derivanti dalle grandi secernenti. Rimangono tali anche negli animali a digiuno da molti giorni, e spariscono presto con un nuovo pasto, prima ancora che le gocce rosa derivanti dalle masse di secreto. In condizioni normali non sono mai tanto abbondanti quanto nel digiuno, e il colore è quasi gialliccio. Hanno insomma queste gocce dei caratteri che le avvicinano assai a quelle derivate dalle masse di secreto. Ma non si può dimostrare che siano del tutto simili fisiologicamente. Anche queste gocce sono solubilissime in acqua distillata, lasciando un piccolo residuo in forma di granulo pigmentato; ma specialmente son solubili negli acidi diluiti, e nelle soluzioni di jodio, forse per quella piccola quantità di HI che quasi sempre esse contengono; sì che, come ho già detto, se si adoperano fissativi al sublimato, non si può usare l'jodio per fare il lavaggio; si possono tuttavia usare delle soluzioni sature di sublimato in acqua o acqua salata, soluzioni che non sciolgono le gocce, passando poi direttamente in alcool.

Per dimostrare che anche queste gocce sono un secreto attivo nella digestione, abbiamo come argomenti da un lato la loro somiglianza colle gocce interstiziali, somiglianza che si mantiene anche nelle variazioni, inquantochè anch' esse divengono rosa quando divengono rosa le interstiziali; la solubilità è pure carattere comune. D'altro lato il loro rapido consumo dopo il pasto — carattere anche questo comune alle due specie di gocce — è di per sè argomento assai valido per ritenere che esse gocce abbiano una funzione durante la digestione. Il loro rapido consumo dopo il pasto mostra che anche per questo l'utilizzamento è rapido, e giustifica ancora una volta il nome di »riserva di secreto« che ho dato alle masse di secreto completamente formate, le quali sole tra le varie forme secretive del fegato si mantengono più lungamente durante la digestione, venendo solo esaurite da pasti abbondanti e ripetuti.

Digitized by Google

### 8. Fegato (segue) — Cellule sferulose.

Eccoci finalmente all' ultima specie di cellule del fegato delle Aplisie, quelle che ho chiamato cellule sferulose per il loro aspetto, giacchè è il loro carattere più saliente quello di essere composte di gocce o sferule incolore, rifrangenti, le quali riempiono addirittura tutto il protoplasma. Una cellula tipica di questa specie è rappresentata p. e. nella Fig. 106. Il nucleo è nascosto dalle gocce, come accade quasi sempre nell' esame a fresco di questi elementi; esso compare però, in generale, dopo un poco di tempo che il preparato è stato fatto, per un lento divaricamento delle gocce che lo ricoprivano. La rifrangenza delle gocce, specialmente quando son piccole, è tale che a piccolo ingrandimento la cellula sembra completamente nera. Quale sia il significato funzionale di queste sferule, è difficile supporlo. Quando si esamina un' Aplisia in buone condizioni di nutrizione, venuta fresca dal mare o bene alimentata in laboratorio, di queste cellule se ne trovano moltissime; vale a dire quasi tutte le cellule sferulose presentano più o meno l'aspetto tipico ora descritto. Col cominciare e col procedere innanzi del digiuno se ne trovano meno di tale aspetto; molte sono piuttosto costituite di gocce assai più grosse e in numero minore (Fig. 112, 3 giorni di digiuno) o assolutamente non hanno nessuna struttura, e appaiono incolore, trasparenti, appena visibili, salvo che un poco opache alla superficie (Fig. 75; è in fuoco la superficie superiore delle cellule). Ora, il caso più frequente è di trovare cellule dei varii aspetti in uno stesso animale, e varia soltanto la proporzione tra quelle dei varii aspetti, ed anche la grandezza delle cellule. Nelle Aplisie ben nutrite è facile trovarne di assai grandi (p. e. Fig. 109) e nelle quali le sferule non hanno tutte la medesima grandezza; mentre queste forme, quali rappresentano le figure, sono molto più rare negli animali a digiuno; e rare anche le cellule molto grandi come quelle della Fig. 112; nel digiuno molto lungo si può trovare talvolta una scarsità di cellule a struttura tipica sferulosa, veramente notevole. Una volta in un' *A. limacina* che aveva mangiato per qualche ora dopo un digiuno di 10 giorni, quasi tutte le cellule sferulose erano senza struttura, come fossero ripiene di un liquido omogeneo perfettamente incoloro; in quest' animale era un' eccezione rarissima di poter trovare una cellula sferulosa tipica. E in generale sempre dopo i lunghi digiuni le sferule erano scarse; nè il mangiare per qualche ora o per un giorno, dopo il

Digitized by Google

digiuno, dava dei resultati tali da poter stabilire qualche differenza. Quanto alla forma di queste cellule, nemmeno si notano differenze, giacchè essa è quasi sempre assai vicina alla sferica, un poco appuntita verso il lume del canalino epatico. La forma allungata quale quella rappresentata nella Fig. 107 la ho riscontrata soltanto come eccezione. È piuttosto notevole la forma un po' più irregolare presentata qualche volta dalle cellule con sferule di diverse dimensioni ed assai grandi (Fig. 109).

Insomma si può concludere che le cellule sferulose non variano subito notevolmente col variare delle condizioni di nutrizione; che presentano raramente condizioni estreme nelle loro variazioni, essendo per lo più miste quelle di aspetti diversi in proporzione varia tra loro; e che questa proporzione, pure non dando resultati schematici di variazione nelle varie condizioni, è tale da permettere l'affermazione che le sferule diminuiscono col digiuno, mentre aumentano le cellule a struttura omogenea. Le cellule con sferule di varie dimensioni sono specialmente caratteristiche degli animali in buone condizioni di alimentazione. Le dimensioni accennano a diminuire col digiuno.

Che cosa sono queste cellule? Esse hanno dato assai a discutere già ai precedenti ricercatori, i quali sono d'accordo nel ritenere che le loro sferule contengano calcio. Barfurth le ritiene costituite di fosfato di calcio, e Biedermann & Moritz si accordano nella sua opinione. Si tratta qui di specie terrestri, *Helix*, *Arion*. Frenzel invece, come conclusione generale per tutti i Molluschi, ritiene che contengano calcio, ma legato a composti organici. E veramente meritano di essere ricordate le sue argomentazioni. Dal fatto che nell' *Haliotis* l'acido ossalico e l'ossalato potassico danno un precipitato in quelle sferule (ossalato calcico) deduce che nei Molluschi le sferule di quelle cellule contengono calcio! Quanto alle Aplisie, io lo nego recisamente. Non vi è calcio, giacchè nè l'acido solforico, nè l'acido ossalico o l'ossalato potassico danno luogo in quelle sferule ad una precipitazione. Tutte le sostanze sopra ricordate, in soluzione acquosa, come anche l'acqua distillata pura, sciolgono completamente le sferule; e quest' azione si può seguire al microscopio, operando come segue. Una fettina di fegato fissato in alcool è attaccata al portaoggetti con albumina glicerinata o miscela di Schällibaum; si versa una goccia del liquido, con cui si esperimenta, sopra la fettina, e subito si copre col coprioggetti e si osserva; le sferule, dapprima abbondanti, vanno a poco a poco

Digitized by Google

diminuendo di numero; si disciolgono regolarmente dapprima all'esterno, impiccolendo, e poi completamente. Ora io non mi so immaginare un composto di calcio che non dà precipitato con ossalato potassico, e tanto meno un fosfato tricalcico solubile nell' acqua.

Dobbiamo dunque concludere che queste Kalkzellen degli autori solo in alcuni Molluschi hanno una importanza nel metabolismo del calcio, e probabilmente solo nei Molluschi con conchiglia. Qua nelle Aplisie, dove la conchiglia è appena rudimentale, non hanno tale funzione. Ma da questa conclusione negativa ne deriva anche una positiva: che quelle sferule sono in relazione con qualche altra funzione. Ora, quella relativa indipendenza che abbiamo osservato in queste sferule dalle condizioni di alimentazione, il fatto che esse si trovano anche negli animali a digiuno, diminuite, ma non in modo molto netto, indicano che i loro rapporti coll' alimentazione non sono immediati, che il loro significato funzionale deve essere, dal punto di vista del metabolismo in un certo senso, più elevato, rappresentando essi stadii di trasformazione di materiali lontani dal punto di partenza (alimenti) e, per dir così, di arrivo (secrezioni, escrezioni) oppure elementi di riserva. E l'anatomia comparata conferma questa ipotesi. Perchè nei Cefalopodi le stesse cellule sferulose (l'aspetto delle sferule, la loro rifrangenza, la loro solubilità in acqua permettono di identificarle con queste) si trovano nel fegato, ma non hanno una superficie libera corrispondente al lume dei canalini epatici; sono invece in rapporto col sangue che riempie le lacune dell' organo. Se si considera che nei Cefalopodi il fegato non è un organo assorbente, la presenza di queste cellule colle relative sferule in esso già dimostra che le sferule stesse non sono legate come condizione sine qua non al processo dell' assorbimento. E la loro posizione speciale rende difficile qualsiasi ipotesi per la quale si voglia ammettere che siano legate alla produzione di secreti i quali debbano far parte della secrezione epatica. Se dunque è vero, come pare lecito di dedurre da questi fatti, che queste cellule assumono i materiali di nutrizione dal sangue e nel sangue versano i prodotti del loro metabolismo, o almeno che esse possono funzionare in questo modo, è anche sicuro che le sferule che le riempiono sono o prodotti di trasformazioni ulteriori degli alimenti assorbiti, o materiali di riserva; o che rappresentano contemporaneamente queste due cose. Naturalmente queste considerazioni comparative non portano ad escludere che nelle Aplisie, ove il fegato è organo assorbente, queste cellule assumano i materiali

Digitized by Google

necessarii al loro metabolismo direttamente dal contenuto dei canalini epatici.

Quanto alla natura chimica delle sferule, data anche la loro solubilità nell' acqua, non è improbabile che esse siano composte in parte o in tutto da idrati di carbonio. Nelle Aplisie sappiamo che essi sono abbondantissimi specialmente quelli pentosici (Bottazzi) già ricordati. Lo zucchero è pure stato dimostrato nel fegato di questi animali da Bottazzi, in altri Gasteropodi fino da Claude Bernard. Queste sostanze, in tanta abbondanza, derivano dagli alimenti, giacchè l'*Ulva* contiene pentosano ed amido, il quale, come è noto, viene digerito nel canale digerente. Ora, delle considerazioni comparative ci vengono ancora in aiuto. Nei Cefalopodi, che son carnivori, e che assumono quindi una quantità di idrati di carbonio molto minore cogli alimenti, le cellule sferulose sono molto più scarse che nelle Aplisie. Ed anzi, nella *Pleurobranchaea*, Gasteropode, ma carnivora anch' essa, manca ogni traccia di quelle sferule. Non andiamo dunque certamente lungi dal vero se affermiamo che queste cellule sferulose delle Aplisie devono esser legate al metabolismo degli idrati di carbonio, massime come materiale di riserva.

Devo infine notare a proposito di queste cellule, che la loro indipendenza dalle altre specie descritte sembra per ora indiscutibile. Colle clorofilliche e le secernenti a piccole gocce non possono aver nulla a che fare, data la loro situazione in generale diversa. Colle secernenti a grandi gocce si trovano invece miste irregolarmente. Ma non ho mai veduto forme di passaggio tra le due specie di cellule, per quanto le abbia cercate. D'altra parte, quando le secernenti a grandi gocce, nel digiuno aumentano di numero, è frequente la loro disposizione in file, come è disegnato nella Fig. 75, disposizione che fa pensare ad un aumento delle secernenti per divisione di quelle già esistenti. A proposito delle forme di passaggio, devo fare un' avvertenza relativamente alla Fig. 69, la quale potrebbe darne l'illusione. Ivi infatti molte minute sferule incolore costituiscono la parte esterna della cellula, e si tratta di una cellula secernente. Ma tale illusione, se può aversi nel disegno, non si ha nel vero. La rifrangenza diversa delle sferule, che non è riproducibile nel disegno, esclude assolutamente questo dubbio, quando si osservano le cellule al microscopio. Infatti, mentre la rifrangenza delle sferule nelle cellule sferulose è grande, in quella cellula secernente e nelle altre simili le sferule della zona esterna non appaiono



Digitized by Google

per nulla molto rifrangenti, anzi non mostrano l'aspetto di avere rifrangenza diversa dal mezzo ambiente. Onde queste sferule e quelle non sono da confondersi.

### 9. Le cellule epatiche secondo Mazzarelli.

Per non rendere meno chiara la descrizione delle varie cellule epatiche con troppe digressioni polemiche, mi son riservato di discutere qui a parte la descrizione fattane dal Mazzarelli (93) nella sua monografia. A vero dire, non è facile capire subito quali cellule del fegato corrispondano alle distinzioni dei precedenti autori, cioè, in questo caso, del Frenzel che unico si è occupato estesamente del fegato delle Aplisie. Non è facile, sia per la grande varietà di forme che capitano sotto l'occhio nell' esame a fresco e che richiedono un esame prolungato per identificarle colle forme che si osservano nelle sezioni, sia anche per il fatto che il Frenzel stesso ha più di una volta sbagliato nelle sue identificazioni anatomo-comparative — come verrà in seguito dimostrato — e perchè di una specie di cellule, le sferulose, non dà figure soddisfacenti. E al Mazzarelli è appunto capitato il caso di sbagliare nella identificazione delle specie di cellule, sia tra il vero e la descrizione del Frenzel, sia tra l'esame a fresco e quello delle sezioni. È facile dimostrarlo. Vedasi nella tav. 7 del Mazzarelli la Fig. 7 a', ove egli rappresenta secondo lui delle Keulenzellen del Frenzel. Le quali (Mazzarelli, pag. 79) sono le più numerose tra le cellule del fegato, come infatti è per quelle che egli ha disegnato, ed hanno un contenuto »grossolanamente granuloso«. Adesso, si osservi nella Fig. 111 della tav. 7 del Frenzel (86) quali sono le cellule con contenuto grossolanamente granuloso, e le più abbondanti. Siccome nella spiegazione di questa figura possono muoversi dei dubbi di interpretazione, non essendo nettamente specificata, si confronti questa figura colla 112, che appartiene a un altro animale, ma in cui vi sono le stesse tre specie di cellule; qua la spiegazione dice: »Schnitt von *Tethys* mit zwei Keulenzellen und einer Kalkzelle«. Dunque le altre, che sono appunto le più abbondanti e a contenuto grossolanamente granuloso, sono Körnerzellen. Di più, le Körnerzellen sono nei disegni e nella descrizione del Mazzarelli (Fig. 7, 8 della Tav. 7 e pag. 81) cellule a contenuto granuloso o di aspetto un po' diverso, il cui »nucleo è grosso ed ovoide ed occupa ordinariamente il mezzo della cellula«. Ed il Frenzel (pag. 164): le

Digitized by Google

sezioni »zeigten, dass der Kern immer im Fußtheil der Zelle liegt . . . . . Die Größe des Kernes ist im Verhältnis zu derjenigen der erwachsenen Zelle eine außerordentlich kleine«. L'accordo è perfetto! Vedasi invece come le Körnerzellen del MAZZARELLI corrispondano alle figure delle Kalkzellen del FRENZEL, ed alla relativa descrizione (pag. 244): »Die Größe der Kalkzellen erreicht und übertrifft die der Epithelzellen, obwohl ihre Höhe eine geringere ist als bei diesen. Da sie aber eine sehr breite Basis haben, so erscheinen sie schon in den Schnitten (als Flächenbilder) oft um das Doppelte oder Dreifache größer als z. B. in den Körnerzellen (Taf. 3, Fig. 111) . . . . Die Gestalt dieser Zellen steht zu derjenigen der Körner- und Keulenzellen im schärfsten Gegensatz, denn während die ersteren cylindrisch (prismatisch) und die letzteren birn- oder keulenförmig, in ihrer Jugend aber ebenfalls mehr cylindrisch sind, so ist die Gestalt der Kalkzellen eine mehr isodiametrische, so dass sie im Schnitt aussehen, wie man ein gleichseitiges sphärisches Dreieck auf dem Papier darzustellen pflegt . . . . . Die Anzahl der Kalkzellen im Gewebe pflegt eine bedeutend geringere als die der anderen Zellen zu sein.« — »Esse sono più o meno irregolarmente allungate« — ma nel senso della base, v. Tav. 7 dell' autore stesso — »e più grandi delle cellule claviformi« (pag. 81). Queste ultime parole, che sono del MAZZARELLI, si riferiscono ancora a quelle che egli crede siano le Körnerzellen. Finalmente, non si capisce bene che cosa siano le Kalkzellen di MAZZARELLI. Giacchè ritenendo egli che esse siano da identificarsi colle sue Keulenzellen (in realtà Körnerzellen di FRENZEL), come stadii differenti, non ci dice quale è quello stadio che il FRENZEL ha chiamato Kalkzelle. Ma siccome MAZZARELLI e FRENZEL convengono nel ritenere che siano tre le specie di cellule del fegato dell' Aplisia, per via d'esclusione deriva che le Kalkzellen di MAZZARELLI sono quelle le quali conservano nei preparati delle gocce pigmentate, cioè le Keulenzellen di FRENZEL. Si tratta di gocce verdastre più o meno ammassate e contenute in un vacuolo, nelle figure di sezioni del MAZZARELLI (Tav. 7, Fig. 7 e 12). Ed il FRENZEL, oltre quello che ho già citato, dice delle Kalkzellen (pag. 245): »Auch hier wird der Inhalt der Zellen aus zweierlei Bestandtheilen zusammengesetzt, nämlich aus bestimmt geformten Körpern, den Kalkkugeln, sowie aus dem Protoplasma nebst dem Kerne. Dagegen fehlt hier ein besonders differenzirter Ballen, eine Blase, eine Vacuole oder etwas Ähnliches; die Kugeln sind vielmehr unmittelbar in die Zellsubstanz ein-



Digitized by Google

gelagert und mit ziemlich gleichweiten Abständen durch den ganzen Zellleib hindurch regelmäßig vertheilt . . . . .« (pag. 246): »In den meisten Fällen besitzen die Kalkkörper keine eigene Färbung, indem sie dann völlig farblos aussehen.« Mi si permetta di dire, giacchè io pure ho criticato in molti punti il lavoro del FRENZEL, che per criticare un lavoro, come anche il MAZZARELLI fa, bisogna almeno leggerlo.

Dunque, faccio uno specchietto che riassume le false identificazioni del MAZZARELLI:

Keulenzellen di MAZZARELLI = Körnerzellen di FRENZEL,
Körnerzellen - - = Kalkzellen - -
Kalkzellen - - = Keulenzellen - -

Questo si riferisce alle figure e descrizioni delle sezioni. Per quel che riguarda l'esame a fresco, troviamo nel MAZZARELLI per la prima volta una netta identificazione non sbagliata, ove chiama Kalkzellen ciò che è rappresentato nella Fig. 11 e; ma queste e tutte le altre sferule con gocce pigmentate appartengono secondo la sua descrizione alle sue Keulenzellen + Kalkzellen (= Körnerzellen + Keulenzellen, FRENZEL); ora, mentre per le sfere colorate (Fig. 11 sempre della Tav. 7) ciò è giusto, per quelle incolore non è esatto; giacchè egli dice, sì, che appartengono alle Kalkzellen, ma questa volta appartengono alle Kalkzellen di FRENZEL e non alle sue, che sono le Keulenzellen. Naturalmente, dato questo equivoco, l'A. non ha trovato a fresco nient' altro che potesse corrispondere alle sue Körnerzellen delle sezioni (= Kalkzellen, FRENZEL) e non l'ha disegnato. — Quanto alle sfere con gocce pigmentate, è ben difficile riconoscere nelle sue figure abbozzate quello che appartiene alle Körnerzellen e quello che appartiene alle Keulenzellen di FRENZEL (ossia cellule assorbenti clorofilliche e cellule secernenti), forme che egli si immagina siano stadii diversi di una stessa cosa. Se avesse fatto un esame accurato, avrebbe visto che il pigmento qualche volta si conserva nei preparati e qualche volta no; e che questi due casi corrispondono a gocce o grani differenti e di significato funzionale completamente differente. È inutile che mi diffonda su questo punto, per il quale rimando ai capitoli delle cellule clorofilliche e delle secernenti a grosse gocce. Delle secernenti a piccole gocce, non conoscendole, il MAZZARELLI ha confuso naturalmente le gocce con tutte le altre forme pigmentate.

Quanto alla cromatolisi del nucleo nella secrezione delle »cellule granulose« (= Kalkzellen, FRENZEL), in primo luogo nessuno

Digitized by Google

ha mai detto che queste cellule siano cellule secernenti. Esse, tra le altre cose, nei Cefalopodi, ove sono uguali a queste, non raggiungono il lume dei canalini epatici. Il MAZZARELLI, non è che abbia degli argomenti per ritenere che esse siano cellule secernenti e digestive, ma si affida a ciò che dicono gli altri, e siccome sbaglia nella identificazione delle varie specie di cellule, crede che gli altri abbiano attribuito a queste una funzione secretoria. Non si tratta dunque, se mai, di cromatolisi in relazione con la funzione secretoria. Che una cromatolisi vi sia, come è descritta e disegnata dal MAZZARELLI (pag. 81—83, Fig. 5 della Tav. 9), è pure dubbio. Qualche granulo tingibile con i colori nucleari si trova talora in mezzo al protoplasma, e lo ho osservato anch' io. L'origine di questi granuli non la ho veduta; ma se anche derivano dal nucleo, mi par molto azzardato di affermare che si tratti di cromatolisi. Non tutto quello che è di origine nucleare, nè tutto quello che si tinge coll'emallume o con altri colori, è cromatina. Basta ricordare, per quest' ultimo fatto e per non andare troppo lontani, che l'emallume tinge talora le gocce di secreto interstiziali. Il significato di questi granuli che si trovano talora nel protoplasma e si tingono coll' emallume bisogna contentarci di dire che è ignoto; e lo sarà del tutto finchè il metabolismo di queste cellule sferulose non sarà stato rischiarato sia nella sua essenza chimica, sia nelle sue manifestazioni istologiche, che anche le mie ricerche, per quanto siano state ripetute ed accurate, non mi hanno permesso di definire completamente.

## IV. Pleurobranchaea Meckelii.

Notevoli differenze vi sono nelle condizioni anatomiche e fisiologiche dell' apparato digerente della *Pleurobranchaea*, confrontata colle Aplisie. Il canale digerente è, nella *Pleurobranchaea*, più semplice: mancano gli stomachi trituratori; l'esofago, pigmentato fortemente nella sua prima porzione (*e* Fig. 14), si allarga in una borsa che, distesa, è in proporzione colla grandezza dell' animale di dimensioni assai notevoli; da questa si passa direttamente nell' intestino, che circonda il fegato incompletamente, al più per $\frac{3}{4}$ della sua periferia. La prima porzione è striata al di fuori, e queste strie corrispondono a pliche interne; dopo questa parte, l'intestino è liscio (Fig. 14). Per renderci conto esattamente delle omologie delle varie parti di questo canale digerente con quelle delle Aplisie, bisogna

Digitized by Google

studiare come si dipartono i canalini epatici dall' intestino, e ritrovare così quel punto che abbiamo chiamato, nelle Aplisie, camera epatica. Esaminiamo per questo scopo delle sezioni (Fig. 15 e 16); esse sono praticate, in un fegato orientato come quello della Fig. 14, come se in quello si facessero parallelamente al piano del foglio. Cominciando a esaminare le sezioni dalle più dorsali, si incontra prima la 15, in cui tutto il canale digerente connesso col fegato è tagliato longitudinalmente, e solo nelle seguenti si incontra col taglio anche la ghiandola ermafrodita, dapprima poco come nella Fig. 16, poi sempre per un tratto di superficie più ampio. In corrispondenza della porzione striata dell' intestino vi è l'origine dei canali epatici. Essi nascono ampiamente da tre insaccature (di cui solo le due inferiori sono incontrate dal taglio nella Fig. 15), le quali insaccature conservano in parte l'epitelio vibratile uguale a quello dell' intestino. Ciò è facile riconoscerlo nelle figure, ove è schematicamente rappresentato l'epitelio intestinale con una linea sottile, quello epatico con una linea più grossa. Come si vede, però, il principio dei canali veramente epatici è pure a forma di larghe insaccature, cioè essi non hanno origine per mezzo di stretti orifici, ma, almeno in parte, comunicano molto ampiamente coll' intestino. Per intendere le due figure schematiche, avverto che ho rappresentato come una massa nera il fegato soltanto per semplicità. Perchè in realtà, essendo esso nient' altro che un insieme di canalini, proseguimento e ramificazioni di quelli il cui principio è segnato nella Fig. 16, nell' osservare le sezioni al microscopio, in quello spazio nero si vedono le sezioni trasverse ed oblique di questi canalini. Possiamo dunque chiamare camera epatica nella *Pleurobranchaea* l'insieme di quelle tre grandi insaccature che, senza limite netto, si continuano colla cavità intestinale. E poichè non vi è un intestino cieco, poichè il tratto striato corrisponde per la struttura a pliche dell' epitelio al cieco dell' *Aplysia*, e queste insaccature sono in rapporto coll' intestino striato, come la camera epatica dell' *Aplysia* lo è col cieco, dobbiamo concludere che la parte striata dell' intestino della *Pleurobranchaea* corrisponde morfologicamente al cieco delle Aplisie. Stabilita questa omologia, resta evidente che l'ultima porzione dell' intestino della *Pleurobranchaea* corrisponde a tutto l'intestino dell' *Aplysia* (dall' apertura cecale all' ano). Lo dimostrano i rapporti che ha, anche nella *Pleurobranchaea*, questa parte del canale digerente col fegato, e il fatto di venire dopo la parte che corrisponde al cieco. Ed ugualmente la parte al di sopra dell' intestino a pliche corrisponde a tutti

Digitized by Google

gli stomachi dell' *Aplysia*, con una borsa unica. In conferma di queste omologie sta anche il fatto che nel punto *s*, ristretto, vi è uno sfintere muscolare che funziona, come vedremo, in modo evidentissimo in particolari condizioni, sì che questa parte ristretta viene a corrispondere all' intestino valvolare dell' *Aplysia*. Abbiamo dunque nel canale digerente della *Pleurobranchaea*, tranne gli stomachi trituratori che mancano, le stesse parti che in quello dell'*Aplysia*, ma molto più semplicemente disposte. Derivano da queste condizioni anatomiche più semplici anche delle condizioni fisiologiche diverse. La masticazione, che si compie solo per mezzo della radula, è molto incompleta. Si possono trovare dei pezzi di carne, nell' interno dello stomaco, notevolmente grossi. Le feci non si formano in modo così caratteristico come nelle Aplisie, ma i detriti, residuo degli alimenti, vengono eliminati appena un poco riuniti insieme, ed appena toccati si sfasciano subito; nessuna traccia di cordoncino fecale. Ciò è in completo accordo colla mancanza di un intestino cieco, organo destinato alla formazione delle feci nelle Aplisie, nel modo che abbiamo descritto. Il meccanismo della valvola intestinale è sostituito da quello più semplice dello sfintere posto nel confine tra lo stomaco e l'intestino. Ed uno strozzamento vi è anche più in basso nell' intestino (*s'* Fig. 14), con ufficio probabilmente simile. Tali sfinteri permettono di assicurare agli alimenti già in parte digeriti una lunga permanenza nella camera epatica e nei canalini epatici. In modo diverso, si ottiene dunque in questo animale il medesimo effetto.

Come ho accennato, la *Pleurobranchaea Meckelii* è carnivora. Essa mangia carne di pesce o piccoli Crostacei, mentre nelle mie esperienze ha sempre rifiutato il cibo vegetale. Però qualche volta deve in parte cibarsi di erbe, giacchè ho trovato (raramente) qualche detrito di alga nella camera epatica.

Il fegato contiene clorofilla? Questa domanda, a prima vista assai semplice, non può avere una risposta precisa. Giacchè in generale l'estratto alcoolico non ne mostra lo spettro, anzi è quasi completamente incoloro. Ma si può qualche volta, al contrario, riscontrarne, sempre molto debole. Dobbiamo concludere che, come il mangiar erbe è un' eccezione per la *Pleurobranchaea*, così è un' eccezione per lei l'avere clorofilla nel fegato; e che questa è, nel caso, sempre pochissima.

La clorofilla epatica è, anche qui, clorofilla acidificata. Il secreto del fegato è infatti intensamente acido. Negli animali tenuti

Digitized by Google

lungamente a digiuno, si raccoglie tra i due sfinteri una notevole quantità di liquido intensamente pigmentato, che riempie anche la camera epatica e sgorga dai canalini quando il fegato venga tagliato. Il colore è un rosso bruno scuro, e questo liquido è piuttosto denso, poco scorrevole. All' osservazione microscopica mostra in generale di essere completamente liquido, senza corpi solidi sospesi. Però qualche volta — e la cosa è visibile anche nei preparati in paraffina — vi sono delle gocce pigmentate sospese; esse sono uguali a gocce che si trovano dentro le cellule epatiche, da cui dunque evidentemente provengono, essendo destinate a dissolversi. Questo liquido è fortemente acido; esso certamente non è altro che secreto epatico e certo contiene i fermenti digerenti. Quando l'animale, dopo il digiuno, mangia, esso penetra nello stomaco.

L'origine della clorofilla epatica può essere nella *Pleurobranchaea* anche indiretta, quando l'animale si cibi di animali erbivori.

Un' unica specie di cellule si trova, fondamentalmente, nel fegato della *Pleurobranchaea*. A vero dire, se si esamina il tessuto epatico, sia nelle sezioni, sia a fresco, una grande varietà di forme qua pure si nota, come nelle Aplisie. Ma, specialmente in certe condizioni, è facile riconoscere come da una cellula ad un' altra si passi per forme intermedie. E quello che riconduce tutte le cellule a un' unica categoria, è la presenza di sferule o gocce pigmentate di aspetto simile, in tutte. Uno sguardo alla Fig. 162 ci convincerà subito di questo fatto. Questa figura è tolta da un pezzo fissato in sublimato, e l'animale è stato ucciso appena venuto dal mare.

Si possono distinguere due estremi, nell' aspetto di queste cellule, come è anche rappresentato nelle Fig. 163 e 164. Da una parte, cellule allungate spesso, anzi generalmente assai poco, in cui è caratteristica la forma che ha quella a sinistra nella Fig. 163. Un pigmento giallino chiaro, insolubile in acqua, in alcool, in etere ecc., invade tutto il protoplasma. Fochettando con diligenza, si riesce a intravedere una struttura come a piccole gocce sformate e alterate dai fissativi evidentemente, struttura che ricorda molto da vicino quella delle cellule secernenti a grandi gocce, nelle Aplisie, in uno stadio particolare (Fig. 69, 118). Di più un certo numero di gocce brunastre, sparse per il corpo cellulare, ricordano le gocce di fermento che tra mezzo al protoplasma pigmentato si trovano anche nelle Aplisie; unica differenza è, in questo caso particolare, un colore più chiaro nelle cellule della *Pleurobranchaea*; ma se si tenga conto del fatto

Digitized by Google

che le citate cellule delle Aplisie sono tinte colla tionina, la quale ha un poco scurito anche la parte pigmentata, mentre queste della *Pleurobranchaea* coll' emallume, che non le ha alterate; e se si pensi che quelle stesse gocce nelle Aplisie sono spesso più chiare, bruno-marrone come qua nella *Pleurobranchaea*, si scorge facilmente come un parallelismo perfetto esista nella forma, nella struttura, nel colore del pigmento, tra le une e le altre cellule; e di più in alcune reazioni, come l'insolubilità in acqua, alcool ed etere del pigmento, affinità per la tionina, ma non per l'emallume ecc. Il nucleo è in posizione diversa: basale nelle Aplisie, più vicino alla parte libera della cellula nella *Pleurobranchaea*. Ma i fatti sopra citati mi sembrano più che sufficienti per affermare con sicurezza la perfetta corrispondenza tra le cellule secernenti a grosse gocce delle Aplisie, e queste della *Pleurobranchaea*. Se ora ci rivolgiamo specialmente all' osservazione della Fig. 164, riscontriamo che la forma delle cellule ivi rappresentate è molto allungata, i nuclei essendo completamente basali. Nessuna struttura è riconoscibile nel protoplasma, il quale è privo di pigmento e di gocce. Ma la Fig. 162 ci mostra cellule scolorite con gocce identiche a quelle delle cellule piene di pigmento. E se ricordiamo che anche nelle Aplisie il pigmento diffuso era uno stato transitorio, di formazione, per condurre alla produzione di gocce più o meno riunite o fuse insieme, non possiamo fare a meno di credere che le cellule senza pigmentazione diffusa siano uno stadio più avanzato di cellule pigmentate diffusamente. E il parallelismo coll' *Aplysia* si spinge anche oltre, giacchè le gocce brune mostrano talora una struttura interna, risultando esse composte di tante minute sferule. Ricordo, per le Aplisie, la Fig. 85. Ho cercato gocce di simile aspetto dentro le cellule pigmentate in modo diffuso, ma non ne ho trovate; la Fig. 162 mostra come esse siano piuttosto tra le cellule più lontane da quelle a pigmento diffuso. Dunque anche qui dobbiamo ritenere questo stadio a sferule come uno stadio successivo a quello a goccia intera. — Quanto alle cellule senza gocce, le quali si trovano miste con completa irregolarità a quelle con gocce, che hanno la stessa struttura e lo stesso aspetto del protoplasma e del nucleo, non possiamo certamente farne una specie di cellule distinta; e dobbiamo ritenere che siano cellule con gocce, le quali hanno perduto le gocce. Come? Non per dissoluzione, processo di cui non vi è traccia, ma perchè le gocce sono passate nel canale digerente. Infatti, ivi, come abbiamo accennato, si possono trovare qualche volta.

Digitized by Google

Il fegato, da cui son tolte le tre figure citate, si trovava tutto in queste condizioni; vale a dire tutto l'epitelio epatico è costituito da cellule che sono uno stadio od un altro di un' unica categoria. Cellule a pigmento diffuso, situate piuttosto nei fondi dei tubuli, cellule a gocce scarse o punte, molto allungate, situate a preferenza a ciuffi che, naturalmente, emergono sulle altre più basse e tendono a ricoprirle. Da questo esame dobbiamo dunque concludere che le cellule epatiche della *Pleurobranchaea* sono di un sol tipo, derivando quelle di un aspetto da quelle di un altro. E se in altre condizioni di nutrizione troveremo forme che tenderebbero a farci credere il contrario, dobbiamo pur necessariamente riconoscere che esse sono tra loro funzionalmente distinte in via transitoria e momentanea, ma sempre forme diverse di una stessa ed unica categoria di cellule.

Se questo resultato potrebbe farci pensare qualche cosa di analogo per le Aplisie, dobbiamo per esse ripetere che stadii di passaggio tra le forme cellulari diverse non esistono.

Ora che abbiamo acquistato il concetto dell' unicità delle cellule epatiche della *Pleurobranchaea*, esaminiamone qualche aspetto particolare.

Nell' esame a fresco appaiono forme che si potrebbero distinguere in quattro gruppi:

Cellule cigliate (Fig. 128, 129),
- con masse pigmentate, rosa o gialle (Fig. 131—133),
- - gocce rosse (Fig. 143),
- - - più o meno verdi (Fig. 150, 155).

Le prime, con poche gocce pigmentate, od anche senza, hanno delle ciglia piuttosto lunghe, che si scorgono vibrare ampiamente, all' osservazione microscopica. Anche nei preparati in paraffina si possono conservare, sebbene sia un poco difficile e spesso vengano distrutte o portate via. Sulla difficoltà della conservazione delle ciglia negli epitelii epatici ha parlato a lungo anche il Frenzel. Ma a fresco la cosa è evidentissima; a volte si trovano anche dei piccoli elementi, con due o tre ciglia molto lunghe (Fig. 128 — cfr. nell' *Aplysia*, Fig. 68).

Nelle altre categorie di cellule non ho mai veduto ciglia, nè a fresco, nè nei preparati; tranne nelle cellule con masse rosa o gialle, in cui le ho vedute qualche volta, a fresco. Tali masse si trovano di colore rosa più o meno intenso, specialmente negli animali freschi, mentre in quelli a digiuno più comunemente sono tendenti al giallo, o pallidissime. Che queste due prime specie di cellule siano da

Digitized by Google

ascriversi a un' unica categoria, come stadii diversi, lo dimostrano, oltre la presenza delle ciglia, alcuni stadii intermedii, forme cioè in cui non si ha una massa unica dentro ad una cellula, ma più gocce, assai grandi come nella Fig. 132, o più piccole, fino ad arrivare per gradi alla piccolezza delle gocce contenute nelle cellule che ho descritto come primo gruppo. È da notarsi anche una certa uguaglianza di colore, nello stesso animale. Quando si osservano le varie cellule di uno stesso individuo, si trova che le gocce sono tutte molto chiare oppure tutte più colorite, e ciò tanto vale per l'intensità del colore, come per il suo tipo.

Ma anche il terzo gruppo, le cellule a gocce verdi, di varia tinta, non è distaccato dai primi. Tali cellule sono assai allungate nelle loro condizioni naturali, sebbene non sia facile vederle in tale forma, per la loro grande attitudine a contrarsi. Le gocce sono spesso molto pressate, non hanno una dimensione costante, e spesso sono più scure nel mezzo, o quasi completamente molto chiare, con una sola piccola macchia intensamente colorata (Fig. 150—156). Talora la parte centrale della goccia è quasi granulosa (Fig. 153). Ma l'intensità di questa colorazione verde non è sempre la stessa. Tantochè si passa dalle forme completamente verdi a quelle che hanno del bruno (Fig. 150), il quale, quando è più marcato, conduce gradualmente fino al rossastro (Fig. 139—142) e quindi al rosso cupo (Fig. 143—144). Nel vero, tra l'infinita varietà di tinte, questi passaggi sono molto più riconoscibili e apprezzabili, che non con qualche figura. E ne resulta che le forme a gocce verdi e quelle a gocce rosse, essendo collegate da forme intermedie, non si possono classificare come due forme distinte. Ma, procedendo più oltre, vediamo anche che tutte insieme queste cellule piene di gocce si posson riportare ai primi gruppi, da cui non differiscono altro che per il numero delle gocce e la forma più allungata. Vedasi infatti che anche le cellule con poche gocce possono essere allungate (Fig. 148) e si tenga conto del modo di formazione delle gocce pigmentate, le quali, sia le rosse che le verdi, mostrano di formarsi in cellule prima incolore; per le rosse, si osservi la Fig. 137; per le verdi, la Fig. 149. Pare che prima si formino gocce incolore o quasi, nel cui interno compaiono delle macchie più scure, che si estendono poi a tutta la goccia. Ora, quella forma rappresentata nella Fig. 136 si riattacca da un altro lato alle masse rosa o gialle nelle quali si vedono più o meno distintamente delle sferule che ne occupano tutta la grandezza. Io ho di questo fenomeno rappresentato

Digitized by Google

una sola figura (135), ma non è raro riscontrare un aspetto simile, più o meno marcato, tanto nelle masse rosa quanto nelle masse gialle. Dobbiamo dunque ritenere che in seno alle cellule vibratili appaiano prima poche goccie scolorite (Fig. 129), che si sviluppano, aumentando di numero e grandezza, fondendosi anche in una massa unica o quasi, variante di tinta tra il giallo e il roseo. In seno a questa massa si differenziano delle gocce, nel cui interno appaiono macchie più scure, che, a poco a poco, prendono il posto dell' intera goccia.

A fresco, non ho mai veduto un nucleo dentro ad una massa rosa o gialla che sia. Le cellule con masse pigmentate si riconducono dunque più specialmente a quelle cellule che sono rappresentate nella Fig. 161 tolte da una sezione. Invece le Fig. 162 e 163 mostrano che può in certe cellule esservi un nucleo immerso dentro alla sostanza pigmentata, occupante tutta la cellula. In questa massa pigmentata, in cui si può appena intravedere una struttura a finissime gocce, si originano gocce bruno-marrone, sembra, direttamente, ossia senza passare per stadii in cui la cellula è tutta composta di sferule non maggiormente pigmentate nelle quali appaiono le macchie ecc. Nel caso della Fig. citata dobbiamo avere un processo abbreviato, più rapido e forse più diretto, di formazione. Nè si può pensare che la Fig. 162 rappresenti qualche cosa di diverso da tutte le altre. Perchè tutto il fegato da cui essa è tolta ha la stessa struttura istologica, nè vi si riscontrano le cellule con massa pigmentata isolata, da cui il nucleo è fuori, come nella Fig. 161, o le gocce di vario colore. E siccome è fegato di *Pleurobranchaea* questo come tutti gli altri, bisogna che le sue cellule corrispondano, sia pure come stadii differenti o un po' modificati da condizioni speciali, a quelle degli altri.

Vediamo dunque una certa irregolarità nei processi di formazione, che non altera però questo concetto fondamentale: formazione di gocce da masse pigmentate accumulatesi gradualmente. Processo che, come già più sopra ho accennato, corrisponde perfettamente a quello delle cellule secernenti a grandi gocce delle Aplisie.

Dunque riscontriamo un' omologia di questo genere: tutte le cellule epatiche della *Pleurobranchaea* corrispondono alle grandi secernenti delle Aplisie — senza che sia escluso che possano contemporaneamente corrispondere alle altre specie di cellule. Il che equivale a dire che tutte le cellule epatiche della *Pleurobranchaea* sono secernenti, senza escludere che possano contemporaneamente

Digitized by Google

compiere anche altre funzioni. — Gli stretti rapporti di queste cellule e delle loro gocce pigmentate — le quali presentano anche le medesime reazioni di insolubilità che nelle Aplisie — basterebbero a dimostrarne la loro natura funzionale, oltre che morfologica. Ma ricorderò anche questo fatto caratteristico, a cui ho già accennato: che, mentre non si trovano gocce simili a quelle delle cellule nello stomaco della *Pleurobranchaea*, nè nelle feci, anche del digiuno (salvo eccezioni), esse si trovano talvolta, durante il digiuno, nell'abbondante liquido che riempie il tratto d'intestino limitato dai due sfinteri e la camera epatica, e che scola dal fegato tagliato. Si possono a volte trovare dei cumuli di gocce (Fig. 159). La colorazione intensa del liquido stesso indica che molte gocce si sono disciolte per almeno contribuire notevolmente a formarlo. Questo liquido è evidentemente secreto, pronto a funzionare e a digerire.

Abbiamo dunque nella *Pleurobranchaea* condizioni più semplici che nelle Aplisie, nel canale digerente e nel fegato; sia condizioni morfologiche, sia condizioni fisiologiche. Diventa quindi per compenso più complessa la funzione di ciascuna cellula epatica, la quale oltre a essere secernente è probabilmente anche assorbente. Gli stadii delle gocce di secreto sono anche spesso abbreviati con una certa irregolarità di procedimento. Irregolarità che rende assai più difficile il lavoro del ricercatore, inquantochè non è possibile di tutte le forme, di tutti gli stadii osservati fare una scala ordinata e schematica. Sono però di guida assai efficace le nozioni comparative colle Aplisie.

## V. Helix aspersa e pomatia.

Ho esaminato qualche *Helix*, specialmente per osservare i processi digestivi sopra ad un' erba diversa dall' *Ulva*, e se fossero anche qui ritrovabili i cloroplasti e frammenti di cellule vegetali dentro le cellule epatiche.

Animali alimentati con quella comunissima erba chiamata gramigna mi fornirono alcuni dati interessanti. Ho disegnato nella Fig. 165 alcune cellule dell' erba in cui si ha una contrazione del protoplasma e una diminuzione dei cloroplasti rispetto alle cellule normali. La contrazione è probabilmente, almeno in parte, di natura osmotica. Già in questo stadio ogni traccia di idrato di carbonio colorabile colla soluzione iodio-iodurata è sparita.

Ma più notevole è, in stadii di digestione un poco più avanzati, la separazione delle cellule vegetali, delle quali un gran numero si

Digitized by Google

trovano nello stomaco della chiocciola libere con l'aspetto quasi normale, come è rappresentato nella Fig. 166. Ed anche moltissimi cloroplasti sono liberi, fuoriusciti dalle cellule (Fig. 169). Alcuni infine un poco imbruniti (Fig. 167). Questi fatti sono una nuova conferma della digestione del cellulosio nei Gasteropodi. Ma nel caso dell' *Helix* io non ho veramente da far altro che citare le ricerche di BIEDERMANN & MORITZ (98) i quali hanno ampiamente illustrato questo processo digestivo, studiandolo microscopicamente e chimicamente. Microscopicamente hanno dimostrato la rottura delle pareti cellulosiche ed altri interessanti fatti, che è inutile io stia a ricordare. Ciò che è ancora più degno di interesse è il resultato delle loro digestioni artificiali. Hanno dimostrato con queste la dissoluzione del cellulosio, studiandone i prodotti di scissione. E dicono poi che »dem in dem Magen ergossenen Lebersecret von *Helix pomatia* die Fähigkeit, irgend welche Eiweißkörper pflanzlichen oder thierischen Ursprungs zu verdauen, wenigstens während der Jahreszeit, in die unsere Versuche fielen (April—September), vollkommen abgeht, so dass seine Wirkung allein auf Kohlehydrate (Cellulose, Stärke, Zucker) beschränkt erscheint«. Che l'estratto epatico abbia un' azione digerente sulle sostanze proteiche, fu già dimostrato da molti (KRUKENBERG, BARFURTH ecc.). Perchè il contenuto dello stomaco non ha tale azione? Gli autori prendevano il contenuto gastrico degli animali digiuni, e con questo sperimentavano. Probabilmente il fegato secerne un enzima proteolitico, ma secondariamente, dopo che il cibo è già entrato nello stomaco, e cominciata la digestione degli idrati di carbonio. Tanto più che non i resultati di tutti concordano con quelli di BIEDERMANN & MORITZ; p. e. YUNG (87) attribuisce al succo gastrico una capacità proteolitica. Le differenze di resultati si possono forse attribuire a diverse condizioni di alimentazione in cui sia stato raccolto il succo gastrico. Ho discusso questa questione, perchè nell' *Aplysia* anche accade forse qualche cosa di simile, giacchè mentre l'amido scompare assai presto, e il cellulosio pure viene assai presto digerito, giacchè presto avviene la liberazione dei cloroplasti, prima che avvenga la digestione dei proteici abbiamo argomenti per credere che occorra un certo tempo. Ho infatti lungamente illustrato il fatto dei diversi processi di digestione e come quello che conduce alla formazione di cloroplasti liberi sia precedente a quello che conduce alla formazione dei grani bruni. Ora, perchè i cloroplasti liberi possano essere, come si mostrano, e restare integri nello

Digitized by Google

stomaco ed arrivare integri fino alle cellule epatiche, è evidente la necessità che non vi siano enzimi proteolitici nel liquido. Mentrechè gli enzimi proteolitici sono necessarii per spiegare la formazione dei grani bruni in cui la clorofilla precipita in forma granulare, e in cui si ha frammentazione e contrazione del protoplasma cellulare. Queste considerazioni possono forse anche spiegare come mai Bottazzi non abbia riscontrato nel succo gastrico un' azione cellulosolitica, mentre essa in realtà si riconosce coll' osservazione del contenuto gastrico di animali uccisi in digestione. Egli, in generale, filtrava il liquido di stomachi in digestione e si serviva di questo filtrato per le esperienze di digestione artificiale. Ora non è punto improbabile che al sopraggiungere del fermento proteolitico nello stomaco, accompagnato dall' acido che rende bruna la clorofilla, il fermento cellulosolitico cessi di agire; in modo che se gli animali vengono uccisi in digestione un poco avanzata non si possa più avere per mezzo del succo gastrico una cellulosolisi; senza che questo fatto significhi la mancanza del fermento ad hoc nello stomaco, in ogni momento della digestione.

Insomma, tre fatti indicano un prevalere della cellulosolisi nei primi stadii della digestione, e della proteolisi dopo: 1) le osservazioni microscopiche sulla digestione naturale nelle Aplisie, le quali mi hanno dimostrato nell' *Aplysia* dapprima fenomeni di cellulosolisi, senza proteolisi, mentre quello di proteolisi si presenta più tardi; 2) la mancata cellulosolisi nell' *Aplysia* con succo gastrico di animali in piena digestione (Bottazzi); 3) la mancata proteolisi (nell'*Helix*) con succo gastrico di animali digiuni (Biedermann & Moritz), mentre per il succo gastrico dell' *Helix* la proteolisi fu da altri dimostrata.

Ritornando a discorrere delle mie brevi osservazioni sull' *Helix*, ho notato che l'imbrunimento dei cloroplasti è poco notevole o nullo, nonostante una certa acidità del succo gastrico. Ma ciò dipende dalla natura dell' erba. Ne ho fatto l'estratto alcoolico ed ho osservato che acidificandolo l'imbrunimento è molto minore che nell'estratto alcoolico di *Ulva lactuca*. Per le osservazioni spettroscopiche v. il capitolo relativo a pag. 385.

Ma nonostante questa grande quantità di cloroplasti liberi, non ne ho ritrovati nelle cellule epatiche. Altri autori veramente li hanno osservati; in proposito dicono Biedermann & Moritz che vi si possono trovare, ma raramente, massime dopo lauti pasti. Che

Digitized by Google

quei grani di cui essi parlano siano della stessa natura dei grani bruni delle Aplisie, lo credo per varii argomenti, che però è inutile discutere. Io non li ho veduti forse perchè la stagione in cui ne ho fatto ricerca non era propizia (primavera). In accordo con questo resultato negativo, l'esame spettroscopico non mi ha dimostrato clorofilla nell' estratto alcoolico del fegato.

Quelle che Barfurth ha chiamato Leberzellen, e Biedermann & Moritz Resorptionszellen, perchè assorbono, secondo le loro ricerche, il grasso, quelle cellule che corrispondono alle clorofilliche delle Aplisie, sarebbero dunque dotate anche qui, sebbene in grado minore, della capacità di assorbire grossi grani, frammenti di cellule vegetali.

Cellule secernenti a piccole gocce non esistono.

Cellule secernenti a grandi gocce sono abbondanti, e il loro aspetto non è molto dissimile da quello delle Aplisie. A questo proposito ho raccolto dei dati in rapporto all' ibernazione. Nelle chiocciole che in estate sono alimentate senza interruzione, le masse di secreto sono abbondanti e scure; se poi si lasciano gli animali per qualche tempo a digiuno, le masse di secreto divengono più numerose, ed una quantità sono completamente nere (Fig. 171). Invece, chiocciole uccise durante l'ibernazione hanno molto meno masse di secreto e più chiare. Nei primi pasti dopo l'ibernazione è frequente l'aspetto della Fig. 172. Credo però che durante l'ibernazione sempre si conservi nello stomaco una certa quantità di liquido scuro e acido.

Questi resultati sono molto facilmente intelligibili. Giacchè altra cosa è il digiuno, altra cosa è il digiuno in stato di ibernazione. Quando un animale viene posto a digiuno in quei periodi in cui soleva mangiare, i processi secretivi seguitano e si accumula il secreto, che per le anormali condizioni non viene utilizzato; onde la grande abbondanza di masse di secreto. Si ha in questo fatto insomma una continuazione dei processi usuali, tranne quelli che necessariamente mancano per la mancanza degli alimenti. Invece nell' ibernazione l'animale si dispone tutto in condizioni particolari, adattandosi ogni sua funzione alle condizioni mutate. Abbiamo qui nella diminuzione del secreto di queste cellule l'espressione di questo adattamento: il secreto, divenuto inutile, non si produce più. Insisto nel mettere in luce questo fatto, perchè il problema dell' ibernazione e delle sue condizioni funzionali, a cui si riannoda, è certamente di grande interesse.

Digitized by Google

Le cellule sferulose sono abbondanti, forse anche più che nelle Aplisie; le sferule sono generalmente molto piccole (Fig. 170). La figura è tolta da un animale che cominciava a mangiare dopo l'ibernazione. Anche in estate sono piccole, ma notevolmente più grandi di quelle della figura.

## VI. Cefalopodi.

Nei Cefalopodi i rapporti del fegato col canale digerente sono tali da non potersi sospettare che il fegato sia un organo assorbente. Infatti sono due sottili canalini che fan comunicare il fegato con il canale digerente, in un punto situato alla radice del tortuoso cieco (Fig. 17 — *Octopus macropus*). Nell' *Octopus* vi è un esofago, un ingluvie, uno stomaco, un cieco avvolto a spira, un intestino. Nella Seppia manca l'ingluvie, e il cieco è meno avvolto a spira. Di più, lungo i canalini di scarico del fegato vi sono due organi ghiandolari, chiamati il pancreas dei Decapodi. — Io ho studiato principalmente alcuni Ottopidi (*Octopus macropus*, *Eledone moschata*) e un poco la *Sepia officinalis*.

Nel fegato, a fresco, predominano le cellule simili alla Fig. 184, vale a dire cellule allungate, che nell' estremità apicale hanno, raccolto in uno spazio speciale, un ammasso di gocce giallastre. Però è difficilissimo poter vedere una cellula nelle condizioni di quella disegnata nella figura, e già essa è un poco contratta, in modo da acquistare la forma claviforme, da cui il nome di Keulenzellen, a torto dato da Frenzel a questa categoria di elementi. Che quella non sia la loro forma naturale, si decide coll' esame sia di sezioni, sia anche di preparati a fresco in cui gli elementi non siano ancora bene isolati; non si distinguono allora le fine particolarità di struttura, ma è evidentissima la forma delle cellule che è cilindrica e non claviforme. Isolando gli elementi, essi assumono una forma rotondeggiante (Fig. 186 ecc.) rimanendo il grosso ammasso pigmentato circondato da uno strato sottile di protoplasma, in un punto del quale si scorge per lo più un ingrossamento col nucleo. Quel punto corrisponde all' estremità basale della cellula normale, poichè normalmente il nucleo è basale. Il colore del pigmento varia dal rosso al giallastro, ed è più intenso e più rosso nella stagione estiva. Nell' interno della massa pigmentata è facile scorgere, e specialmente in estate, e più nella Seppia, dei corpi allungati, in apparenza cristalli. — Si trovano anche cellule in cui la formazione della massa pigmentata non è molto inoltrata, p. e. Fig. 178—183, ed è radunata in



Digitized by Google

piccole gocce, oppure che hanno un pigmento che sembra un po' sparso per il protoplasma. Anche qui dunque pare che queste masse pigmentate si formino in seno al protoplasma e per sua propria attività, gradualmente.

In un animale ben nutrito, anche dopo finita la digestione ed espulsa la maggior parte dei residui alimentari, non si trovano nè nelle feci, nè nel contenuto intestinale, dei corpi che ricordino queste masse pigmentate. Se invece un animale si tiene a digiuno, già dopo un giorno si cominciano a trovare nel bacino, delle feci da esso espulse, intensamente pigmentate e che, osservate al microscopio, si mostrano composte di corpi più o meno rotondeggianti, simili a quelli delle Fig. 188, 189, o, se anche di aspetto un po' diverso, tutti ricordanti perfettamente la struttura e il colore delle masse pigmentate delle cellule epatiche. Dopo qualche giorno di digiuno l'espulsione di questi corpi aumenta, poi di nuovo diminuisce. Se si uccide un animale durante il digiuno, si trova l'intestino pieno di essi, più o meno conglomerati insieme.

Resta dunque stabilito che queste cellule pigmentate espellono colle feci, nel digiuno, la massa pigmentata con una scarsa zona incolora attorno, senza che però si possa dire che tutta la cellula viene espulsa; anzi, questo no certo come caso generale, e, se accade, è solo per eccezione.

Sia perchè il modo di formazione di queste masse pigmentate ricorda da lontano quello delle masse di secreto dei Gasteropodi, sia per il fatto che queste masse, le quali sono evidentemente un secreto cellulare, vengono eliminate nel digiuno, e solo nel digiuno, sia infine perchè il fegato dei Cefalopodi ha una potente azione digerente, e queste cellule sono quasi le uniche, per quantità, del fegato stesso, concludiamo che questo secreto pigmentato contiene gli enzimi attivi nella digestione, o almeno alcuni di essi. Sono dunque anche queste delle »cellule secernenti« e secernenti fermenti, come quelle simili delle Aplisie.

Quanto alla natura del pigmento, esso è diverso da quello delle Aplisie. Esso è solubile nell' alcool, anzichè nell' acqua. Speciali strie di assorbimento la sua soluzione non presenta, nè vi è affatto il dubbio che si possa trattare di clorofilla. Negli estratti alcoolici di fegato di *Octopus* e di *Sepia* non ho mai trovato nemmeno tracce di clorofilla.

Oltre queste cellule, ve ne sono delle altre pure pigmentate, e il cui pigmento non è solubile in acqua, ma pure è solubile in

Digitized by Google

alcool. Una ne è rappresentata nella Fig. 197, e la Fig. 198 non è altro che la stessa cellula, contratta, dopo un poco di tempo che la stavo osservando al microscopio. La forma allungatissima, e con un collo ristretto vicino all' apice, è caratteristica, come si può riconoscere nei preparati in paraffina. Il pigmento è sparso per tutta la cellula in forma di granelli rossi. Talora son granuli molto sottili (Fig. 196) e non è difficile trovare alcune forme che sono probabilmente degli stadii di formazione (Fig. 194, 195). Sulla funzione di queste cellule non ho raccolto nessun dato, e soltanto ho notato, come ho detto, questi stadii di formazione, che le ravvicinano specialmente alle cellule della *Pleurobranchaea Meckelii* in alcuni stadii (cfr. Fig. 137). Tanto che si può supporre che anche queste non siano altro che cellule secernenti fermenti od altre sostanze attive nella digestione.

Una terza specie di cellule sono le sferulose (Fig. 203) a cui si devono probabilmente ricondurre quelle forme granulose rappresentate nelle Fig. 200—202, corrispondenti forse agli stadii senza struttura trovati nelle Aplisie, e alcune forme a sferule, un po' pigmentate, della Seppia (Fig. 204, 205). Ma l'aspetto tipico, presentato per lo più, a sferule incolore e molto rifrangenti, non lascia dubbio sull' identificazione di questi elementi con le cellule sferulose dei Gasteropodi. Nelle sezioni si può riconoscere che queste cellule toccano sì la base dell' epitelio, ma non arrivano al lume dei canalini.

Questa particolarità, a cui abbiamo già accennato, era stata già descritta dal Frenzel, nella prima parte della monografia. Ed è degna di nota per le considerazioni altrove fatte.

Infine possiamo ricordare che, tagliando i canalini congiungenti il fegato coll' intestino, specialmente durante la digestione, sgorga dal moncone epatico qualche goccia di liquido, intensamente acido alle carte. Il contenuto del canale digerente è pure acido, per lo più, ma non sempre; dopo un pasto abbondante, si può ritrovarlo alcalino. Probabilmente questo fatto non deriva da un primo stadio della digestione, il quale debba avvenire in reazione alcalina, ma solo dal non avere ancora il secreto epatico e quello delle ghiandole salivari neutralizzata la reazione propria degli alimenti, che saranno stati prevalentemente alcalini.

Gli alimenti, pesciolini, granchi ecc., si ritrovano in via di disfacimento dapprima nell' ingluvie, e in stadio più avanzato nello stomaco e nel cieco. Nell' intestino in generale hanno già assunto l'aspetto delle feci.



Digitized by Google

Si presenta ora la domanda: qual' è l'organo assorbente in questi animali? Il cieco, per la sua struttura a molti setti, sembra molto probabilmente devoluto a questa funzione. Probabilmente questi setti, già conosciuti e che quindi non mi dilungo a descrivere, corrispondono morfologicamente alle pliche cecali dell' *Aplysia*; come in esse, vi sono in questi setti delle cellule ghiandolari, probabilmente anch' esse mucose, e situate specialmente sulla linea apicale dei setti. Tale omologia è interessante per la completa differenza funzionale.

Ma anche lo stomaco è organo assorbente. Per ambedue queste parti ho fatto ricerche sull' assorbimento del grasso. Quando si esamina dopo il pasto il contenuto del canale digerente, si trovano grandi gocce di grasso. Sono gocce di colore giallastro, solubili in alcool e in benzolo, tingibili in nero coll' acido osmico. Pensando che potesse esservi un attivo assorbimento di grasso, fissai con miscele osmiocromacetiche dei pezzi di stomaco e di cieco. Dalle sezioni di questi preparati ho tolto le Fig. 206—209.

Nello stomaco, alcuni tratti di epitelio erano ricchissimi di gocce di grasso, altri tratti ne erano sprovvisti. Dappertutto al di sopra dell' epitelio vi è uno strato più o meno spesso, probabilmente di natura chitinosa. Ha un' apparenza più o meno stratificata e si tinge colla fucsina intensamente, specialmente nella zona rivolta verso la cavità gastrica. Nelle figure la tinta bigia o nera di questo strato, come quella delle altre parti nelle cellule, rappresenta la colorazione dovuta alla fucsina, e son solo le pallottoline nere che sono realmente nere anche nel preparato, per riduzione dell' acido osmico. Dunque, tornando alla Fig. 206, essa rappresenta l'epitelio senza grasso; è un epitelio cilindrico a un solo strato, vibratile, e sono evidenti i prolungamenti delle ciglia fino alla base delle cellule. Non differisce insomma fondamentalmente dall' epitelio del canale digerente delle Aplisie. — Nei tratti di epitelio gastrico in cui l'acido osmico ridotto indica la presenza di grasso, le gocce sono disposte, quando son poche, alla periferia delle singole cellule epiteliali (Fig. 207). Nella figura sono disegnati 3 nuclei, ma il tratto di epitelio comprende 5 cellule; due sono tagliate nella parte del tutto superiore o inferiore, onde non si vedono i nuclei, e si hanno quelle zone più larghe (una all' estremo sinistro e una verso destra) ricche di gocce nere. Le gocce si spostano evidentemente nelle cellule verso la loro base, giacchè se ne trova qualcuna anche sotto il nucleo. Questo spostamento deve avvenire secondo linee

Digitized by Google

diritte, come indica il frequente aspetto di molte gocce allineate in file dall' apice alla base delle cellule. Evidentemente tale disposizione è dovuta alla presenza dei filamenti cigliari che arrivano fino alla base delle cellule. Quando una goccia è riuscita a procedere verso la base, nella via che ha percorso probabilmente rimane per un momento una diradatura tra i filamenti, la quale facilita il passaggio di altre gocce.

È inutile dire che, se in questa Fig. 207 non si vedono le ciglia prolungarsi nell' interno delle cellule, ciò non significa che quei prolungamenti siano spariti. È noto infatti come non sempre siano visibili questi prolungamenti, anche quando vi sono.

Nella Fig. 208 è rappresentato un tratto di epitelio in cui il grasso ha riempito completamente le cellule.

Interessante è anche l'aspetto dell' epitelio cecale. I setti del cieco presentano, in sezione, l'epitelio come ondulato, per diversa altezza delle cellule nei varii tratti. Nell' insieme, son formati da due strati epiteliali colle basi affacciate, separati da un po' di connettivo. Sono specialmente i tratti con cellule più alte che si arricchiscono di grasso, la cui quantità va dalle due parti diminuendo. Uno di questi tratti è rappresentato nella Fig. 209, a 1000 diam. Qua non vi è la zona sovraepiteliale chitinosa, onde le ciglia vibratili si vedono libere e più nettamente. Nelle cellule, pochi nuclei sono visibili, e sono basali. La mancanza degli altri è dovuta al fatto che, le cellule essendo assai sottili e lunghe, facilmente sono in parte tagliate obliquamente, e non si arriva a vedere una cellula intera dall' apice alla base dell' epitelio. E la figura, dalla parte della base, è un poco schematizzata.

Il grasso si trova in gocce, specialmente verso la parte apicale dell' epitelio, e le gocce sono di varia grossezza, minutissime le più apicali, più grosse le altre. Ma un fatto è notevole. L'estremità libera delle cellule è munita di un orletto simile a quello delle cellule intestinali degli animali superiori. Sotto a questo orletto, una zona relativamente grande, realmente appartenente alla cellula, è completamente priva di gocce nere. Così, nell' epitelio gastrico, non una goccia di grasso si trova nel largo strato sovraepiteliale. Che nell' orletto delle cellule intestinali di animali superiori non si sia mai veduta una goccia di grasso è cosa nota; ma qua il fatto è ben più caratteristico, giacchè uno strato considerevolmente grosso ne è privo; ancora una volta ci imbattiamo in questo fatto curioso, e nella quasi necessità di ammettere che il grasso entri nelle cellule

Digitized by Google

epiteliali in forma di composto solubile, cioè, secondo ogni probabilità, di sapone. E solo in una parte della cellula, notevolmente distante dall' apice, tornano a formarsi le gocce di grasso, dapprima piccole, poi più grandi, o per riunione di gocce piccole, o per accrescimento di esse.

Ed è ancora degno di nota che al di sotto dell' epitelio cecale, come al di sotto dell' epitelio gastrico, anche nei punti dove le cellule sono zeppe di grasso fino alla base, non una goccia di grasso è riscontrabile nel connettivo. Esso vi si trova soltanto in stadii ulteriori della digestione, vale a dire parecchio tempo dopo il pasto.

Riferisco qui incidentalmente un' osservazione che ho fatto sopra alcuni Infusorii, trovati una volta nel canale digerente di *Octopus* (Fig. 175—177). Ve ne erano di quelli i quali avevano una corona di ciglia vibratili, come è rappresentato nella Fig. 175. Altri, formati come indica la Fig. 176, non avevano ciglia visibili, ma la parte che è superiore nella figura, si muoveva, vibrando come farebbero molte ciglia insieme. Se si lascia a sè il preparato, fino a che il movimento si arresta, e l'infusorio si contrae un po', tutto il corpo cellulare appare longitudinalmente percorso da filamenti (Fig. 177). Si ha insomma in questi animali un caso curioso di vibratilità, giacchè non vi sono ciglia libere, ma filamenti interni nella cellula, i quali agiscono in modo analogo, facendo vibrare una parte di essa.

## VII. Ostrea edulis.

Sui Lamellibranchi ho fatto poche osservazioni. Ho esaminato l'*Ostrea edulis*, in cui, secondo il Frenzel, esistono soltanto le Körnerzellen. Che esista una specie di cellule soltanto è vero, ed anche Carazzi una sola specie ne descrive (97). — Ma sono proprio le Körnerzellen? Io non ho visto nell' esame a fresco di *Ostrea edulis* nessun grano bruno o cloroplasto. Vero è che non ho esaminato animali freschissimi, ma tolti dal mare da due o tre giorni. Ma in tali condizioni, se ve ne fossero, si sarebbero dovuti conservare ancora, senza dubbio; e poi, il Frenzel avrebbe descritto due specie di cellule. Giacchè una quantità di gocce rotondeggianti esistono nelle cellule dell' ostrica, pigmentate in giallognolo non tanto intenso (Fig. 173); se si osservano gocce che, anzichè essere completamente isolate, si trovino in ammassi di gocce

Digitized by Google

simili, il colore appare molto più scuro (Fig. 174). È evidente che sono queste gocce che il FRENZEL ha preso per Körner, forse basandosi sulla reazione del loro pigmento, che è solubile in alcool. Ma, se anche l'aspetto di quelle gocce potesse lasciar dubbii, l'osservazione spettroscopica dell' estratto alcoolico del fegato tronca la questione, giacchè dimostra la completa assenza di clorofilla. Siamo dunque nello stesso caso dei Cefalopodi, in cui esiste un pigmento solubile in alcool e che non è clorofilla, nè normale, nè acidificata. In acqua questo pigmento non è solubile. — Chi vuol seguire la nomenclatura del FRENZEL, deve dunque chiamare le cellule epatiche dell' ostrica »Keulenzellen« anzichè »Körnerzellen«.

Che queste gocce siano un secreto delle cellule e contengano gli enzimi della digestione, senza avere argomenti diretti non posso affermarlo in modo reciso. Ma è quasi sicuro, dal momento che i fermenti secreti dal fegato dei Molluschi in genere sono sempre contenuti in gocce pigmentate, e queste gocce dell' ostrica sono le uniche che possano interpretarsi come un secreto del fegato. Nei preparati a secco, naturalmente, per la solubilità del pigmento, non rimane nell' epitelio epatico nessuna traccia di corpi pigmentati.

CARAZZI, nel lavoro citato, distingue dai lobuli epatici alcuni condotti epatici, non fondamentalmente diversi per la struttura dell' epitelio, e di cui ignora la fine. Su questi non discuto, ma mi preme di fermarmi sopra ai ciechi gastrici, i quali secondo la sua descrizione assomigliano strutturalmente più allo stomaco che all' epitelio epatico. Infatti il loro epitelio è costituito di cellule vibratili allungate molto, con qualche cellula mucosa interposta. Io aggiungo che la loro struttura, se assomiglia a quella dello stomaco dell' ostrica, assomiglia ancora di più a quella del cieco dell'*Aplysia* e della camera cecale. Io non divido affatto l'opinione che l'autore esprime in proposito con una certa riserva. Egli crede che questi ciechi gastrici siano in modo speciale addetti alla funzione di secrezione, i lobuli epatici a quella della »assimilazione« (pag. 14 e 15). Che i ciechi gastrici abbiano una funzione secretoria, sta bene, ma si tratta di un secreto mucoso delle cellule mucose o Becherzellen, nè si può per nulla supporre che questo muco contenga degli enzimi. Se osserviamo quello che negli altri Molluschi avviene, massime nell' *Aplysia*, dove l'affinità di struttura tra il suo cieco e questi ciechi gastrici è più notevole, vediamo che esso ha una funzione prevalentemente, se non esclusivamente, meccanica, nella fabbricazione delle feci. Nei Cefalopodi invece il

Digitized by Google

cieco, pur conservando delle notevolissime affinità di struttura con quello dei Gasteropodi, esercita una funzione di assorbimento. Ma non mai si ritrova o si può solo lontanamente supporre una funzione secretoria di fermenti. Manca la condizione essenziale, mancano cioè le cellule secernenti a cui si possa attribuire tale funzione. Ora, mi pare che questo caso si ripeta perfettamente a proposito dell' ostrica, ed escludo quindi, per mio conto, una funzione secretoria dei ciechi gastrici in rapporto colla digestione. Rimane da discutere se vi sia o no assorbimento. Carazzi non lo crede, per i suoi resultati negativi, relativamente alle ostriche verdi e alle esperienze col ferro; e tale induzione sembrami assai attendibile, almeno con riserva. Questi così detti ciechi gastrici restano dunque a considerarsi anche qui come devoluti specialmente a funzioni meccaniche. Va ricordato che questo nome di ciechi gastrici è assolutamente improprio, come pure dice il Carazzi, perchè si seguitano senz' altro con i canalini o lobuli epatici. Essi corrispondono per posizione ai canali escretori del fegato dell' *Aplysia*, e se d'altra parte hanno una struttura più affine a quella del cieco di quel Gasteropode, ciò non deve far meraviglia, pensando che una parte differenziata, corrispondente alla camera epatica e al cieco delle Aplisie, qua nell' ostrica non c'è. Sono insomma, secondo il mio modo di vedere, nient' altro che canali escretori, destinati a condurre nel canale digerente il secreto delle cellule epatiche; nonchè, se gli alimenti penetrano nel fegato, il che non sappiamo, anche a ricondurne via i residui.

Quanto all' epitelio del fegato vero e proprio, che esso abbia la funzione di secernere gli enzimi, mi pare quasi sicuro, dalle brevi considerazioni suesposte. Quelle gocce pigmentate, erroneamente prese per Körner dal Frenzel, sono il secreto delle cellule epatiche. E che questa funzione non sia affatto di secondaria importanza, lo dimostra l'abbondanza grande di queste gocce, che nell' esame a fresco formano la parte principale di quello che si vede. Ciò non esclude, ben s'intende, che possano queste cellule avere una funzione di assorbimento. Ma qua ancora vi sono le esperienze di Carazzi sull' assorbimento del ferro, le quali negano che esso venga assorbito dalle cellule epatiche, direttamente dal contenuto del canale digerente. Che questo fatto escluda in modo sicuro che esse abbiano la capacità di assorbire le sostanze alimentari, più o meno digerite, non si può dire, ma sembra probabile.

Devo fermarmi ancora un momento intorno a ciò che dice il

Digitized by Google

Carazzi, a scanso di equivoci. Egli ha osservato un assorbimento postumo, indiretto, del ferro per parte delle cellule epatiche, le quali lo prendono, sempre secondo le sue esperienze, dagli amebociti, caricatisene dalle pareti del canale digerente, e poi giunti nel connettivo circondante i canalini epatici, per via interna. È in questo senso che egli attribuisce alle cellule epatiche una funzione di assimilazione, intendendo con ciò il fatto di prendere il ferro dagli amebociti. Questo per rischiarare la sua parola citata sopra.

Certamente questo assorbimento del ferro dagli amebociti indica, al solito, che il fegato dell' ostrica compie molte funzioni, comprese quelle che negli animali superiori sono esercitate da ghiandole interne del corpo.

Reputo affatto inutile di disegnare dei tagli di fegato di ostrica, essendovene parecchi rappresentati nelle figure del Carazzi (96 e 97).

## VIII. Appendice — Osservazioni spettroscopiche.

L'estratto alcoolico dell' *Ulva lactuca* dà lo spettro della clorofilla quale è rappresentato nella Fig. A, 1. Se si aggiunge alla soluzione qualche goccia di HCl, la soluzione tosto imbrunisce, e contemporaneamente lo spettro cambia; la stria principale in B si altera poco, diminuendo un po' di ampiezza. Spariscono le due strie pallide e vengono sostituite da due strie più strette e più scure, poste assai più verso il violetto. L'assorbimento a destra aumenta leggermente (Fig. A, 2).

In un' erba terrestre, la gramigna, ho fatto pure l'estratto alcoolico, e lo spettro ottenuto era uguale quasi completamente a quello dell' estratto di *Ulva*. Acidificando, si ha in questo caso un imbrunimento molto scarso; le modificazioni dello spettro sono però le stesse. Le strie secondarie sono meno marcate tanto nello spettro della clorofilla normale come in quello della clorofilla acidificata.

In tutti i casi la neutralizzazione o alcalinizzazione con soda o potassa non fa ritornare dalla clorofilla acida alla clorofilla normale.

Il Kraus nello spettro della clorofilla disegna una stria di più di quelle disegnate nel mio spettro A 1, e precisamente in una posizione intermedia tra le due strie pallide, corrispondente alla parte destra della prima stria pallida della clorofilla acidificata nel mio spettro. E tanto questa stria quanto quelle altre due secondarie sono molto marcate e scure, almeno a giudicare dalle figure che

Digitized by Google

vengono riportate nei trattati. Ora, ciò non è mai, anche nelle soluzioni molto concentrate, finchè, come nello spettro del KRAUS, le strie sono ancora assai strette. Quanto a quella stria intermedia, nella clorofilla in soluzione molto concentrata si intravede appena tra le due strie pallide un lieve oscuramento, che tende più che altro a congiungerle. Ma non si può veramente parlare di una stria vera e propria.

L'estratto alcoolico delle feci di *Aplysia* mi ha sempre dato lo spettro della clorofilla acida, tranne in quei casi in cui esse erano costituite esclusivamente di cloroplasti verdi; ma anche in questo caso soltanto, se erano proprio le primissime feci dopo un pasto abbondante. Altrimenti lo spettro era quello della clorofilla acida colle strie secondarie molto pallide. Divenivano invece esse sempre più marcate, quando le feci venivano raccolte a maggior distanza dal pasto, ed anche a occhio se ne poteva seguire il graduale imbrunimento.

Nel fegato non ho mai trovato clorofilla normale, sempre invece quella acida; anche qui però il grado di acidificazione, riconoscibile dalla intensità delle strie secondarie, variava, aumentando sempre man mano che aumentava la distanza da un lauto pasto; dopo un digiuno lungo, di 10 o 15 giorni, non si trova più che una traccia di clorofilla, sì che la stria principale è appena visibile.

Nella *Pleurobranchaea Meckelii* una volta ho trovato nell' estratto alcoolico del fegato le strie della clorofilla acida. Vi era infatti qualche frammento di erba anche nel canale digerente. Ed io credo veramente che tale spettro, piuttosto debole, si debba più attribuire al contenuto della camera epatica, che non al tessuto del fegato, nel quale l'osservazione microscopica non poteva riscontrare grani di clorofilla in nessuna forma. Del resto come caso generale non ho trovato clorofilla nell' estratto alcoolico del fegato di *Pleurobranchaea*.

Resultati negativi ho pure ottenuto nei Cefalopodi e nell' *Ostrea edulis*; nei Cefalopodi il pigmento delle cellule secernenti viene estratto dall' alcool, ma non ha strie particolari, assorbendo solo un po' diffusamente la luce, massime la parte destra dello spettro. In condizioni analoghe si trova l'ostrica.

Nelle chiocciole ibernanti, nessuna traccia di clorofilla. In quelle che mangiano non ne ho trovata quando ho avuto la precauzione di prendere quelle parti del fegato che non contengono grossi canali, i quali si vedevano anche a occhio essere pieni di

Digitized by Google

erba. Non nego però che possa esistere talora clorofilla in questo fegato, e perciò vale quello che altrove ho detto a proposito dell'assorbimento di cloroplasti da parte delle cellule epatiche.

Questi resultati sono veramente assai diversi da quelli ottenuti da DASTRE & FLORESCO (98), i quali studiarono i diversi pigmenti epatici. Essi trovarono nell' *Octopus*, non nella *Sepia*, un pigmento clorofillico, estraibile con cloroformio dal fegato disseccato e polverizzato. Nei Lamellibranchi e nell' *Helix* hanno avuto gli stessi resultati. DASTRE & FLORESCO, nonostante le somiglianze spettroscopiche, dubitano ancora che la »epato-clorofilla« sia realmente clorofilla uguale a quella delle piante. Le mie ricerche intorno all' assorbimento dei grani verdi e bruni nelle Aplisie tolgono ogni dubbio in proposito per quegli animali. La questione rimane riguardo all' *Octopus* ancora sub judice.

MACMUNN infine dice che la stria fondamentale della clorofilla esiste sempre negli estratti epatici, le altre (le due della clorofilla normale e le due della clorofilla acida) sono più incostanti. Ma qualche goccia di acido nitrico le mettono in evidenza, producendo lo spettro a 5 strie che dà la clorofilla vegetale acidificata.

## IX. Sommario dei resultati.

Le ricerche, i cui resultati sono andato esponendo, hanno dunque dovuto spesso contrastare a opinioni espresse dai precedenti autori. E specialmente sono i resultati del FRENZEL che io non ho quasi mai potuto confermare, in quei punti nei quali le mie ricerche trattavano argomenti anche da lui trattati. Troppo lungo sarebbe stato il discutere punto per punto le affermazioni da esso fatte nei suoi lunghissimi lavori, sì che ho spesso trascurato di farlo espressamente, limitandomi a discutere le questioni principali. I lavori di BARFURTH riguardano in generale questioni alquanto diverse da quelle di cui io mi sono occupato, e per questo non ho avuto occasione di citarlo molto spesso; pure alcune volte sono stato ben lieto di poter ricorrere ai suoi resultati, che mostrano per lo più di essere frutto di diligente ricerca e savia interpretazione. I lavori di BIEDERMANN & MORITZ sono i più recenti sull' argomento e si può dire anche gli ultimi dopo quelli succitati, in cui si siano studiate le questioni relative al fegato dei Molluschi con metodi microscopici (99). Ma bisogna riconoscere che queste loro ricerche hanno portato un contributo molto scarso alle nostre conoscenze in propo-

Digitized by Google

sito, poco di nuovo aggiungendo a quello che già si sapeva. Per contro sono veramente interessanti i loro resultati relativi alla digestione del cellulosio (98). Nelle questioni molto complicate della meccanica della digestione nelle Aplisie ben poco ho trovato nella letteratura, giacchè lo ZUCCARDI e il MAZZARELLI hanno nelle loro esposizioni seguito una via quasi del tutto errata. Le recenti ricerche del BOTTAZZI, contemporaneamente alle quali queste mie sono state condotte, non si sono sempre potute intimamente collegare coi miei resultati; occorreranno ulteriori ricerche specialmente microchimiche per fare una più profonda sintesi delle funzioni chimiche delle cellule epatiche delle Aplisie, utilizzando completamente i dati della ricerca macrochimica.

Volendo dare un sommario dei resultati delle presenti ricerche, preferisco per comodità del lettore di dividerli in gruppi, secondo la loro natura.

I. Resultati morfologici.

1) Nelle Aplysiae i canalini epatici, come è noto, derivano ampiamente dalla camera epatica (camera biliare degli autori). Orbene, l'epitelio dei canalini d'origine (canali escretori) è simile a quello del canale digerente, e quando comincia l'epitelio caratteristico del fegato, per un certo tratto l'epitelio dei canali escretori si continua come una striscia longitudinale nei canalini che per il resto della loro sezione sono veri canali epatici.

La valvola intestinale è composta di due lembi, i quali hanno due porzioni distinte per ufficio, ma che si continuano direttamente l'una nell' altra: la porzione prossimale dei lembi chiude la comunicazione tra il secondo stomaco trituratore e l'intestino; la porzione distale invece chiude l'apertura che dall' intestino conduce nella camera epatica e nel cieco.

2) Nella *Pleurobranchaea Meckelii* la camera epatica è soltanto abbozzata e il cieco non esiste; ma la prima porzione dell' intestino fornita di pliche longitudinali è omologa al cieco delle Aplisie. La valvola intestinale non esiste, ma vi è al suo posto uno sfintere muscolare; ed uno sfintere simile è situato in un punto molto più basso dell' intestino, non molto lungi dall' ano.

II. Meccanica della digestione.

3) Nelle Aplysiae, dopo la masticazione faringea e quella successiva dello stomaco trituratore, gli alimenti in via di digestione

Digitized by Google

penetrano nella camera epatica, attraversando la valvola intestinale aperta, e nei canalini epatici, spintivi dalle contrazioni muscolari del canale digerente. Nei canalini epatici, massime nei canalini escretori, una corrente contraria periferica è dovuta all' epitelio dei canali stessi, attivamente vibratile; per causa di questa corrente e dall' epitelio vibratile stesso i detriti alimentari sono spinti lungo le piccole pliche cecali verso una grande plica cecale, nel medesimo tempo che sono impastati e aggomitolati con molto muco. Tanto che sotto la grande plica cecale essi formano un vero cordoncino cilindrico e perfettamente regolare. Questo per le contrazioni del cieco viene spinto via verso l'intestino; e siccome la plica cecale si espande nell' intestino in direzione obliqua, vi viene spinto appunto in direzione obliqua, essendo così obbligato a strisciare lungo la parete intestinale e ad avvolgersi a spira. In tale stato di cordoncino aggomitolato a spira i residui alimentari vengono espulsi come feci, per causa delle contrazioni peristaltiche dell' intestino e in parte anche per i movimenti cigliari del suo epitelio. Il cieco è dunque l'organo dove si formano le feci; la digestione avviene invece nell' ingluvie ove la secrezione epatica viene a risalire per meccanismi alquanto complessi e di cui vedi nel testo.

4) Nella *Pleurobranchaea*, in relazione colla maggior semplicità anatomica e colla mancanza del cieco, non si formano feci a cordoncino, ma i residui alimentari vengono espulsi in forma di detriti irregolari, appena un po' impastati con muco.

III. Osservazioni spettroscopiche.

5) L'estratto alcoolico di *Ulva lactuca* (soluzione di clorofilla) mostra le note strie della clorofilla. Acidificando la soluzione, essa diviene di colore bruno e appaiono due strie secondarie nuove.

6) Nelle Aplysiae l'estratto alcoolico delle feci dà lo spettro della clorofilla acida. L'estratto alcoolico del fegato pure, e molto intenso. Però col digiuno molto prolungato diviene debolissimo. Anche in questo caso si tratta sempre di clorofilla acida.

7) Nella *Pleurobranchaea Meckelii* l'estratto alcoolico non dà quasi mai lo spettro della clorofilla; se lo dà, dà quello della clorofilla acida.

Nell' *Helix aspersa* e *pomatia* nemmeno dà questo spettro, nè durante l'ibernazione, nè in primavera quando gli animali cominciano di nuovo a nutrirsi.

Digitized by Google

8) Nei Cefalopodi e nell' *Ostrea edulis* non ho mai trovato clorofilla nel fegato.

IV. La digestione degli alimenti studiata al microscopio.

9) Nelle Aplysiae, che si alimentano di *Ulva lactuca* o altre alghe, il processo di digestione non è costante. La parte verde della cellula può venire in gran parte digerita nell' ingluvie, rimanendo la clorofilla in forma di granuli minutissimi; ma più frequentemente i cloroplasti interi rimangono liberi e fuoriescono dalle cellule. Possono o no venire scoloriti per digestione della clorofilla. Più frequentemente ancora, la parte verde delle cellule vegetali si contrae o si spezza in pochi grossi grani, di color bruno (clorofilla acida) con granuli intern più scuri. La fuoriuscita dei grani e dei cloroplasti è resa possibile per il disfacimento delle pareti cellulosiche (almeno quelle intercellulari). Il processo per il quale si liberano i cloroplasti è precedente a quello per cui si formano i grani bruni. Vi è dunque nel succo gastrico dapprima essenzialmente un fermento amilolitico ed uno cellulosolitico, poi un fermento proteolitico (giacchè i grani bruni mostrano effetti di digestione proteolitica) e un acido. Il fermento cellulosolitico non agirebbe più in tali condizioni. Il fermento proteolitico e l'acido sono distinti, poichè si può avere proteolisi senza acidificazione della clorofilla.

Le diatomee vengono pure digerite: i cloroplasti si imbruniscono e si distruggono. Il guscio non sembra venire attaccato. L'amido sparisce.

Le forme su descritte si trovano in tutte le parti del canale digerente. Le feci sono costituite di residui cellulosici non digeriti e di innumerevoli grani bruni o cloroplasti verdi, che non vengono utilizzati.

10) Nell' *Helix* le cellule vegetali degli alimenti vengono in grandissima parte isolate tra loro nello stomaco, e innumerevoli cloroplasti ne fuoriescono. Poco imbrunisce la clorofilla nonostante l'acidità dei succhi, per proprietà inerenti alla clorofilla stessa delle erbe di cui si tratta. Il cellulosio vien dunque anche qui digerito. L'amido sparisce rapidamente.

11) Nella *Pleurobranchaea Meckelii*, carnivora, si trovano nello stomaco forme di disfacimento dei tessuti degli animali mangiati. Non mai grani bruni. È molto raro, ma accade talvolta di trovarvi dei pezzetti di erbe.

Digitized by Google

V. Le cellule epatiche.

12) Nelle Aplysiae il fegato ha 4 specie di cellule:

1) cellule assorbenti clorofilliche (Leberzellen, Körnerzellen). Esse assorbono i granuli liberi di clorofilla, i cloroplasti ed infine i grani bruni, fino a divenirne piene zeppe. Trasformano poi tutte queste forme per digestione endocellulare, esaurendole a poco a poco; dopo un lungo digiuno non contengono più traccia di questi corpi, nè di pigmenti, e sono molto impiccolite.

2) Cellule secernenti a piccole gocce, elementi delicatissimi, alternati con regolarità colle precedenti, da cui probabilmente assumono i materiali di nutrizione per scambii tra cellule contigue, producendo delle gocce pigmentate, assai simili a quelle delle cellule seguenti.

3) Cellule secernenti a grandi gocce (Fermentzellen, Keulenzellen). In seno al protoplasma di queste cellule si formano delle minutissime gocce poco rifrangenti, dapprima incolore, poi debolmente pigmentate, che si riuniscono in grosse gocce ed ammassi, i quali sono di un colorito variabile dal verdone e dal bruno-marrone fino al nero. Queste masse, abbondantissime nel digiuno, si riducono coll' alimentazione di nuovo in gocce pigmentate (brune, avana o giallicce), solubilissime nell' acqua, che vanno a far parte del succo gastrico dissolvendosi. Queste gocce insieme con quelle delle cellule precedenti contengono i fermenti attivi nella digestione e l'acido speciale del succo gastrico.

4) Cellule sferulose, caratteristiche perchè ripiene, in uno stadio, di sferule molto rifrangenti; in un altro stadio sono invece a contenuto perfettamente omogeneo. Esse sono le Kalkzellen degli autori, ma non contengono calcio. Le cellule a struttura sferulosa diminuiscono nel digiuno in confronto a quelle a struttura omogenea. Esse sono probabilmente legate al metabolismo degli idrati di carbonio, che si devono trovare in esse come riserva.

Queste cellule sono miste irregolarmente colle precedenti.

Le cellule assorbenti clorofilliche e secernenti a piccole gocce formano specialmente l'epitelio dei primi tratti dei canalini epatici

Digitized by Google

(epitelio del 1° tipo), le secernenti a grandi gocce e le sferulose. gli ultimi (epitelio del 2° tipo).

13) Nel fegato della *Pleurobranchaea*, carnivora, esiste una sola specie di cellule, nel senso che tutte le forme derivano da una stessa. Dalle cellule giovani cigliate si passa gradualmente a cellule con grosse gocce pigmentate, le quali si formano per un processo del tutto simile a quello delle masse pigmentate delle Aplisie. Processi di assorbimento vi sono probabilmente, come fanno supporre i rapporti del fegato coll' intestino, ma non ne ho osservati.

Mancano completamente le cellule sferulose e le cellule clorofilliche, in quanto almeno contengano sferule rifrangenti o grani pigmentati d'origine vegetale.

14) Nell' *Helix* confermo l'esistenza di 3 specie di cellule (assorbenti, secernenti, sferulose), seconde l'opinione degli autori.

15) Nei Cefalopodi (*Octopus macropus*, *Eledone moschata*, *Sepia officinalis*), carnivori, il fegato contieno 3 specie di cellule:

1) Cellule secernenti, che formano delle gocce pigmentate in bruno, le quali, riunite in ammassi vengono eliminate colle feci nel digiuno (soltanto nel digiuno). Il loro pigmento, a differenza di quello delle gocce di secreto dei Gasteropodi, è solubile nell' alcool. Ma non è clorofilla, nè normale, nè acida.

2) Cellule con granuli rossi, non molto fitti, di ignoto significato. Il pigmento è solubile in alcool.

3) Cellule sferulose, simili a quelle dei Gasteropodi. Non arrivano ad avere un tratto di superficie libera dalla parte del lume dei canalini epatici. Le sferule non contengono calcio.

16) Nell' *Ostrea edulis* esiste nel fegato una sola specie di cellule (cellule secernenti), con gocce pigmentate simili a quelle dei Cefalopodi, e il cui pigmento è pure solubile in alcool, ma non è clorofilla.

17) In nessuno dei Molluschi da me studiati si può per le mie ricerche dimostrare o supporre una funzione escretoria nelle cellule epatiche.

VI. L'assorbimento del grasso nei Cefalopodi.

18) Le cellule epiteliali dello stomaco e del cieco dopo il pasto si riempiono di gocce di grasso. Esso penetra dapprima nella parte

Digitized by Google

periferica delle cellule, poi dappertutto. È notevole questo assorbimento da parte di un epitelio nettamente cigliato e vibratile.

Nel cieco uno strato apicale delle cellule epiteliali non contiene nessuna goccia di grasso, mentre subito al di sotto le cellule ne sono riempite. Questo strato è probabilmente attraversato dal grasso in forma di sapone, secondo l'ipotesi analoga fatta per l'orletto delle cellule intestinali degli animali superiori.

Devo ringraziare sentitamente il Dott. S. Lo Bianco, per il materiale abbondantemente fornitomi durante il mio soggiorno alla Stazione Zoologica di Napoli, dove furono per la massima parte eseguite le presenti ricerche. Esse furono poi completate nell' Istituto Zoologico di Bologna.

## X. Nota aggiuntiva.

Già era terminato ed in corso di stampa il presente lavoro, quando mi fu dal Prof. Paul Mayer cortesemente indicata ed inviata una recente pubblicazione di MacMunn sullo stesso soggetto (00). È necessario che io ne discuta qui i principali resultati. Nei Lamellibranchi l'A. continua a ritenere, come Frenzel, che le cellule del fegato siano le Körnerzellen dei Gasteropodi. L'autore non porta però, per dire questo, argomenti dimostrativi; anzi l'imbrunimento coll' acido osmico e la insolubilità del pigmento delle inclusioni di tali cellule in etere, alcool, cloroformio (pag. 11) parlano contro tale idea, essendo caratteri proprii delle cellule secernenti nei Gasteropodi, e non delle cellule assorbenti; quanto alla reazione di insolubilità l'A. la ha fatta sulle cellule dei Lamellibranchi dopo fissazione del tessuto in formolo; ma va in modo esplicito notato che nei Gasteropodi la clorofilla delle cellule assorbenti si scioglie nei precedenti reagenti, anche dopo che il pezzo è fissato in formolo. È dunque l'identificazione delle cellule epatiche dell' ostrica colle Körnerzellen (cellule assorbenti) dei Gasteropodi un errore consacrato dalla tradizione e forse dalla presenza di clorofilla, all' esame spettroscopico, in estratti epatici in cui non si sia evitato il contenuto del canale digerente o dei più grossi canali del fegato. — L'A. esprime l'opinione che il connettivo tra i canalini epatici formi »an amoebocytogenous tissue — a lymphatic tissue« (pag. 12, nota). Io avevo taciuto su questo soggetto, ma devo ora dire che tale supposizione avevo fatta ancora io, specialmente per quel che riguarda i



Digitized by Google

Gasteropodi; in essi infatti (*Aplysia*, *Pleurobranchaea*, *Helix*) il connettivo epatico è spesso differenziato in modo particolare. Sono al massimo grado interessanti alcuni organi sferoidali, situati sotto la parete della camera epatica nell' Aplisia, ove sono accumulati un gran numero di piccoli elementi; credo siano questi organi delle vere ghiandole linfatiche, le quali hanno naturalmente un aspetto diverso in questi animali da quello che hanno nei Vertebrati, per la diversità della circolazione. La loro posizione e forma, il fatto che i loro elementi non sembrano per lo più costituenti un vero tessuto compatto, ma piuttosto amebociti ammassati, parlano in favore di questa ipotesi, che non avevo voluto esprimere avanti, ma che esprimo ora, incoraggiato da quella frase di MacMunn. In ogni modo richiamo l'attenzione dei ricercatori su questi organi sferoidali, e sul connettivo sottocecale dell' Aplisia in genere, il quale ha qualche volta la stessa struttura di questi organi, senza costituire dei corpi sferoidali nettamente delimitati; e che anzi talora si insinua anche tra i più vicini canalini epatici con una insolita straordinaria abbondanza di elementi piccoli, a nucleo fortemente colorabile. Ma spero io stesso di poter presto raccogliere qualche dato più positivo in favore della supposizione suesposta.

Nei Gasteropodi l'A. non ritiene nettamente distinte le cellule che il Frenzel chiama Körnerzellen e Keulenzellen, nell' *Helix* e *Limax*. Sono a priori disposto ad ammettere tale sua opinione. Ma per credervi è necessario un esame molto più completo di quelle forme, col quale si possa ricostruire tutto il ciclo evolutivo di quegli elementi, come io ho potuto fare per la *Pleurobranchaea*. La somiglianza delle sferette pigmentate nelle due specie di cellule (questo è l'argomento portato da MacMunn, il quale crede che la differenza tra le due specie sia essenzialmente dovuta alla presenza di una »vesicular looking structure« nella cellula secernente) non ha valore inquantochè, come nel corso di questo lavoro è stato ampiamente illustrato, le sferette pigmentate delle cellule secernenti hanno origine da un pigmento prima diffuso nella cellula, tanto nelle Aplisie quanto nella *Pleurobranchaea*, e fino nei Cefalopodi. Ora ciò avviene molto probabilmente anche nei generi *Helix* e *Limax* (l'A. stesso parla di cellule secernenti che talora hanno una pigmentazione diffusa); quello che non si può certamente ammettere è la trasformazione diretta di un grano di una cellula assorbente clorofillica (cioè di un frammento di cellula vegetale) in una goccia di secreto; onde dall' apparente somiglianza non si può per nulla indurre unità di forma.

Digitized by Google

Del resto anche le reazioni di solubilità sono nei due casi differenti. Se le due specie di cellule sono in questi animali una sola specie, certo non è in questo senso che forse corrisponde al pensiero di MacMunn (veramente l'A. non si pronunzia molto nettamente).

L'A., sempre a proposito dell' *Helix* e *Limax*, ed in seguito a reazioni chimiche, conclude per una grande somiglianza nella costituzione dei grani delle cellule assorbenti con i corpi clorofillici delle piante: »It is interesting to note how like the chlorophyll bodies in plants these cell-inclusions are, as far as their chemical constitution is concerned, as both are of a proteid nature, impregnated with an oleaginous substance holding the pigment in solution, which latter is soluble in various fat-solvents, leaving the plasmic substance without colour« (pag. 14 in fondo). Riferisco questa conclusione per non tralasciare alcun argomento in dimostrazione della natura delle inclusioni delle cellule assorbenti — secondo il programma che fin dal principio del lavoro mi son tracciato. L'A. però si ferma a queste considerazioni e non fa il passo decisivo.

Un' altra conclusione dell' autore in cui non posso affatto convenire si riferisce alla funzione escretoria del fegato. Egli osserva cellule di tutte le specie nel lume dei canali epatici ed anche nel canale digerente. Non crede possibile una ulteriore utilizzazione di tali cellule e ne conclude per una funzione escretoria dell' organo. Quanto alla presenza delle cellule nel lume dei canalini, l'aspetto della sua Fig. 8 Pl. 2, che a questo soggetto si riferisce, io lo ho veduto continuamente nei miei preparati. Seguendo le fettine in serie, è molto facile decidere la natura di quelle che egli chiama cellule contenute nel lume dei canali, e che sono invece teste di cellule dell' epitelio epatico tagliate trasversalmente. E se anche realmente talora si dia il caso che delle cellule libere si trovino nei canalini epatici, può forse l'A. garantire che i reagenti adoperati per la fissazione dell' organo, in un tessuto così labile, in cui così facilmente le cellule si distaccano e contraggono, può egli garantire che non siano questi reagenti la causa della presenza di cellule nel lume dei canali? — Nel canale digerente, anch' io ho talora osservato cellule delle tre specie. Cellule secernenti è relativemente facile di trovarcele nel digiuno. Ma si tratta sempre di casi isolati, che non devon far meraviglia in un organo così molle; io son molto più disposto a ritenere tale perdita di elementi cellulari come una perdita inevitabile — data la natura del tessuto — ma che non rappresenta una vera funzione fisiologica; o, se la rappresenta, che



Digitized by Google

rappresenta soltanto una funzione di cambio delle cellule già lungamente vissute e forse non più adatte alla loro funzione. Sempre però più disposto alla prima ipotesi, di una perdita semplicemente inevitabile. Del resto, come concepisce l'A. una funzione escretoria del fegato, per la quale cellule intere dell' organo, e di tutte le specie ed in qualsiasi stadio, vengono talora eliminate?

Non ho esaminato la *Patella vulgata*. Ma non credo affatto che in essa si trovino solo le Körnerzellen di FRENZEL e non le cellule secernenti. La presenza di cellule secernenti con gocce di secreto pigmentate è generale in tutti i Molluschi, le cellule clorofilliche si trovano solo là ove vi sia assorbimento di pezzi di cellule vegetali per parte del fegato, ed anche in animali in cui sono da tutti ritenute presenti (*Helix*) qualche volta non si riesce a vederle. Esprimo dunque il dubbio, molto fondato, che anche qui, come nel caso dell'ostrica, l'A. sia in errore.

Nel fegato delle Aplisie l'A. trova fermenti peptico, triptico, amilolitico; la reazione dell' organo è secondo l'A. nettamente acida, contrariamente a ciò che ha generalmente trovato BOTTAZZI. È vero che l'A. ha sperimentato su *A. punctata* e BOTTAZZI su *A. limacina*, ma probabilmente la differenza deve attribuirsi allo stato diverso di nutrizione degli animali esaminati (v. ciò che dico a pag. 348).

La parte più notevole del lavoro di MACMUNN è quella delle ricerche spettroscopiche e fotometriche, colle quali egli dimostra ancora una volta e con indiscutibile certezza che la entero-clorofilla è clorofilla vegetale poco modificata. L'A. fa anche delle ipotesi sull' origine di questa entero-clorofilla. Egli ritiene che le granulazioni pigmentate delle cellule intestinali (*Patella vulgata*) — perfettamente analoghe a quelle che si riscontrano nell' Aplisia — debbano anch' esse il loro colore alla entero-clorofilla. Ma perchè, io domando di nuovo, in queste granulazioni il pigmento resiste alla azione dei solventi e si trova nei preparati istologici, mentre ciò non accade per la entero-clorofilla delle cellule epatiche? Fino a prove più decisive io resto dunque della opinione che ho espresso a pag. 302—303. MACMUNN ritiene che questa supposta entero-clorofilla sia poi trasportata per via indiretta nel fegato, ove è accumulata come prodotto di riserva ed in parte eliminata colle feci. Su tale ipotesi è ormai inutile che io mi fermi, avendo già dimostrato il significato dei grani bruni delle cellule epatiche. Quanto agli amebociti che secondo l'A. si troverebbero nel lume del canale intestinale, e poi insinuati tra le cellule epiteliali dell' intestino (sue Fig. 15 e 16 Pl. 4), si tratta in realtà

Digitized by Google

di niente altro che delle cellule mucipare e delle loro gocce, le quali venendo da esse eliminate si osservano nei preparati, talora abbondanti tra le ciglia, ed anche oltre nel lume intestinale. Cfr. le mie fig. 123—127, che corrispondono alle sue citate.

Non occorre dimostrare questa mia affermazione; basta guardare le sue stesse figure per convincersene senz' altro.

---

## Bibliografia.


1830. Müller, J., De glandularum secernentium structura ecc. Lipsiae p. 131 T. 17.

1844*. Schlemm, Th. Fr. W., De hepate ac bile Crustaceorum et Molluscorum. Dissert. Berlin.

1845. Karsten, H., Disquisitio microscopica et chemica hepatis et bilis Crustaceorum et Molluscorum. Nova Acta Leop. Car. Vol. 21 pars I p. 293—326.

1846. Meckel, J. Fr., Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere. Arch. Anat. Phys. p. 1—73 T. 1—3.

1850. Leydig, F., Über *Paludina vivipara*. Ein Beitrag zur näheren Kenntnis dieses Thieres in embryologischer, anatomischer und histologischer Beziehung. Zeit. Wiss. Z. 2. Bd. p. 125—197 T. 11—13.

1853. Bernard, C., Récherches sur une nouvelle fonction du foie. Ann. Sc. N. (3) Tome 19 p. 282—340.

1856. —— Leçons de physiologie expérimentale.

—— Mémoire sur le pancréas. Supplément aux Comptes rendus. Tome 1.

1857. Lacaze-Duthiers, H., Histoire anatomique et physiologique du Pleurobranche orangé (*Pleurobranchus aurantiacus*). Ann. Sc. N. (4) Tome 11 p. 199—302.

1878*. Cadiat, L. O., Sur la structure du foie des Invertébrés. Gazette médicale de Paris.

Krukenberg, C. Fr. W., Versuche zur vergleichenden Physiologie der Verdauung etc. Unters. Phys. Inst. Heidelberg 1. Bd. p. 327—340 T. 2.

1879*. —— Vergleichend-physiologische Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge. Ibid. 2. Bd. Heft 1.

*. Über die Verdauungsvorgänge bei den Cephalopoden, Gastropoden und Lamellibranchiaten. Ibid. 2. Bd. Heft 4.

1880. —— Vergleichend-physiologische Studien an den Küsten der Adria. Heidelberg p. 57—76 T. 1 Fig. 3 u. 4.

1882. Fredericq, L., Sur la digestion des albuminoides chez quelques Invertébrés. Bull. Acad. Belg. Tome 46.

Krukenberg, C. Fr. W., Über die Verdauungsvorgänge bei den Cephalopoden, Gastropoden und Lamellibranchiaten. Unters. Phys. Inst. Heidelberg 4. Bd. p. 402—417.


Digitized by Google

1883. Barfurth, D., Über den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber. Arch. Mikr. Anat. 22. Bd. p. 473—524.

—— Der phosphorsaure Kalk der Gastropodenleber. Biol. Centralbl. 3. Bd. p. 435—439.

Bonardi, E., Intorno all' azione saccarificante della saliva e alla glicogenesi epatica in alcuni Molluschi terrestri. Comunicazione preventiva. Boll. Sc. Pavia Anno 5 p. 83—86.

—— Contribuzione all' istologia del sistema digerente dell' *Helix pomatia*. Atti Accad. Sc. Torino Vol. 19 p. 17.

Frenzel, J., Über die sogenannten Kalkzellen der Gastropodenleber. Biol. Centralbl. 3. Bd. p. 323—327.

1885. Barfurth, D., Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glycogen. Arch. Mikr. Anat. 25. Bd. p. 259—404 T. 15—18.

Frenzel, J., Über die Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. Arch. Mikr. Anat. 25. Bd. p. 48—84 T. 2.

1886. —— Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. Erster Th. Allgemeine Morphologie und Physiologie des Drüsenepithels. Nova Acta Leop. Car. 48. Bd. p. 83—296 T. 5—7.

1887. Yung, E., Contributions à l'histoire physiologique de l'Escargot (*Helix pomatia*). Mém. Cour. Acad. Belg. Tome 49 pp. 119 T. 2.

1890. Zuccardi, R., Ricerche anatomiche sull' apparato digerente delle Aplysiae del golfo di Napoli. Boll. Soc. Natural. Napoli Vol. 4 p. 5—14 T. 1, 2.

1892. Mazzarelli, G., Note anatomiche sulle Aplysiidae. 2. Cieco epatico. Boll. Soc. Natur. Napoli Vol. 5 p. 138—142.

1893. Frenzel, J., Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. 2. Theil. 1. Hälfte. Specielle Morphologie des Drüsenepithels der Lamellibranchiaten, Prosobranchiaten und Opisthobranchiaten. Nova Acta Leop. Car. 60. Bd. p. 317—408 T. 20—23.

Mazzarelli, G., Monografia delle Aplysiidae del golfo di Napoli. Mem. Soc. Ital. Sc. (dei XL) Tomo 9 No. 4 pp. 222 T. 13.

1896. Carrazzi, D., Contributo all' istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. 1. Ricerche sulle ostriche verdi. Mitth. Z. Stat. Neapel 12. Bd. p. 381—431 T. 18. — Sullo stesso argomento, nota preliminare nel Monit. Z. Ital. Anno 7 p. 169—171.

1897. —— Contributo all' istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. 2. Ricerche sull' assorbimento del ferro nell' *Ostrea edulis* L. Internation. Monatsschr. Anat. Hist. 14. Bd. p. 117—147 T. 13. — Sullo stesso argomento, nota preliminare nel Monit. Z. Ital. Anno 8 p. 117—119.

1898. Biedermann, W., & P. Moritz, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. 2. Über celluloselösendes Enzym im Lebersecret der Schnecke (*Helix pomatia*). Arch. gesammte Phys. 73. Bd. p. 219—287 T. 6—7.

Dastre, A., & N. Floresco, Pigments du foie en général. 2. Pigments hépatiques ches les Invertébrés. Arch. Phys. Paris 30. Année p. 289—303.

1899. Biedermann, W., & P. Moritz, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. 3. Über die Function der sogenannten Leber der Mollusken. Arch. gesammte Phys. 75. Bd. p. 1—86 T. 1—3.

Digitized by Google

Cuénot, L., L'excrétion chez les Mollusques. Arch. Biol. Tome 16 p. 49—96 T. 5—6.

—— La fonction excrétrice du foie des Gasteropodes pulmonés. Critique d'un travail de Biedermann & Moritz. Arch. Z. Expér. (3) Tome 7 Notes p. 25—28.

Dastre, A., La clorophylle du foie chez les Mollusques. Journ. Phys. Path. Gén. Paris Tome 1 p. 111—120.

MacMunn, C. A., The pigments of *Aplysia punctata*. Journ. Phys. Cambridge Vol. 24 p. 1—10 T. 1—2.

Monti, Rina, Sulla fina struttura dello stomaco dei Gasteropodi terrestri. Rend. Ist. Lomb. Sc. Milano Vol. 32 p. 1086—1097.

Röhmann, F., Einige Beobachtungen über die Verdauung der Kohlehydrate bei Aplysien. Vorl. Mitth. Centralbl. Phys. 13. Bd. p. 455.

1900. MacMunn, On the gastric gland of Mollusca and Decapod crustacea: its structure and functions. Phil. Trans. B. Vol. 193 pp. 1—34 Pl. 1—4.

1901. Bottazzi, F., Contributi alla fisiologia comparata della digestione. Lo Sperimentale Anno 55 p. 75—106.

## Spiegazione delle figure.

Esse sono tolte da preparati a fresco, tranne quando sono indicati i fissativi adoperati. G.n. = grandezza naturale, d. = diametro, c.s. = come sopra.

### Tavola 16.

Fig. A. Spettri della clorofilla (estratto alcoolico di *Ulva lactuca*). 1. Clorofilla normale. 2. Clorofilla acida. La stessa soluzione dapprima normale e poi acidificata ha servito per i due spettri.

Fig. 1. *A. depilans.* Canale digerente, schematicamente. 1/2 G. n. *fr* faringe, *es* esofago, *in* ingluvie, *1.s* primo stomaco triturature, *2.s* secondo stomaco triturature, *i* intestino.

Fig. 2. *A. depilans.* Intestino valvolare aperto longitudinalmente. G. n. *s* stomaco, *i* intestino, *e* espansione della grande plica cecale nell' intestino. Dall' apertura si penetra a sinistra nel cieco, a destra nella camera epatica e nei canali escretori.

Fig. 3, 4. Lo stesso animale. Valvola gastrica vista dalla parte dello stomaco. Nella Fig. 4 il lembo valvolare sinistro è caduto in posizione anormale. G. n. $p$, $p'$ punti prossimali, $d$, $d'$ punti distali delle porzioni gastriche dei lembi valvolari.

Fig. 4bis. Completamente schematica, per mostrare il decorso della secrezione epatica. *c* camera epatica, *s* stomaco, *i* intestino.

Fig. 5. *A. limacina.* Camera epatica e cieco. Stomaco, camera epatica, intestino (in parte), cieco, aperti di sopra con tagli longitudinali. G. n. *c* cieco, *cc* camera cecale, *cp* canali escretori, *e* espansione della grande plica, *f* fegato, *gp* grande plica cecale, *i* intestino, *pp* piccole pliche cecali, *s* stomaco.

Fig. 6. Lo stesso animale. Sezione trasversa del cieco, col lobo cecale del fegato (la sezione è stata fatta nel preparato della Fig. 5, secondo la

Digitized by Google

direzione indicata dalla linea tratteggiata). G. n. *cp* canali escretori, *f* fegato.

Fig. 7. Lo stesso animale. Sezione trasversa dell' intestino con una piccola porzione di fegato. G. n.

Fig. 8—10. *A. depilans.* Schemi della disposizione dell' intestino e del fegato. Il fegato in bigio; le porzioni più chiare sono superfici artificiali di sezione, le più scure sono superfici naturali. G. n. *a* apertura corrispondente allo stomaco che è stato tagliato, *cp*, *c'p* canali escretori, *n* punto nodale tra l'intestino della prima spira e quello della seconda (le altre lettere nel testo).

Fig. 11. *A. depilans.* Cieco contratto con cordoncino fecale. L'epitelio del cieco è rappresentato in nero, e il contorno interno bigio indica l'altezza delle ciglia vibratili, 50 d. *f* fegato, *n* connettivo pericecale.

Fig. 12. *A. depilans.* Camera epatica e primi canali epatici. 100 d. *c'* piccola concamerazione che si apre nella camera epatica. *v* epitelio vibratile, *1.t* epitelio epatico del 1. tipo, *2.t* idem del 2. tipo.

Fig. 13. *A. depilans.* Una porzione di fegato. 50 d. *i* intestino, *1.t* e *2.t* c. s.

Fig. 14. *Pleurobranchaea Meckelii.* Canale digerente. G. n. *e* esofago, *in* ingluvie, *s* sfintere muscolare, *c* porzione dell' intestino omologa al cieco dell' Aplisia, *i* intestino, *f* fegato, *g* ghiandola ermafrodita.

Fig. 15, 16. *Pleurobranchaea Meckelii*, piccolo animale. Sezioni del canale digerente e fegato. Orientati questi organi come nella Fig. 15, la direzione del taglio è parallela al piano della carta. 5 d. Lettere c. s. *g'* ghiandola ermafrodita.

Fig. 17. *Octopus macropus*, piccolo individuo. Canale digerente e fegato. G. n. *es* esofago, *in* ingluvie, *s* stomaco, *c* cieco, *i* intestino, *f* fegato, *e* suoi canali escretori, *n* ganglio gastrico.

## Tavole 17 e 18.

Fig. 18—127. *Aplysia depilans* e *limacina.*

Fig. 128—164. *Pleurobranchaea Meckelii.*

Fig. 165—172. *Helix aspersa* e *pomatia.*

Fig. 173 e 174. *Ostrea edulis.*

Fig. 175—209. *Octopus macropus*, *Eledone moschata*, *Sepia officinalis.*

## Tavola 17.

*Aplysia depilans* e *limacina.*

Fig. 18—50. Contenuto del canale digerente.

Fig. 18. Frammento di *Ulva lactuca*, con resti irregolari di cellule. 500 d.

Fig. 19. Frammento di *Ulva lactuca.* Sono rimaste soltanto le pareti cellulosiche. 500 d.

Fig. 20. Cellule di *Ulva* colla clorofilla precipitata in forma granulare. 500 d.

Fig. 21. Altra alga, c. s. 500 d.

Fig. 22. Cellule di *Ulva* c. s. I granuli sono imbruniti. 500 d.

Fig. 23. Parte verde di una cellula di *Ulva*, coi cloroplasti molto evidenti. 500 d.

Fig. 24. *A.* I. Graduale scolorimento dei cloroplasti, ancora dentro le cellule dell' *Ulva.* 500 d.

Digitized by Google

Fig. 25. Parte di un resto informe di pareti cellulosiche, con cloroplasti più o meno scoloriti ad esso addossati. 500 d.

Fig. 26. Resto informe di pareti cellulosiche con grani bruni addossati. 500 d.

Fig. 27. *A.* II. Un pezzo simile più grande, a minore ingrandimento. 50 d.

Fig. 28. *A.* II. Dal precedente, una parte a 500 d.

Fig. 29—31. Cloroplasti e parti informi derivate dalle parti verdi delle cellule di *Ulva*, liberi nel contenuto dello stomaco. 500 d.

Fig. 32. Grani bruni uguali a quelli della Fig. 26, liberi nel liquido gastrico. 500 d.

Fig. 33. *A.* I. Grani bruni liberi nel contenuto intestinale. 500 d.

Fig. 34. Idem, coi cloroplasti imbruniti bene evidenti. 500 d.

Fig. 35. *A.* II. Piccoli grani bruni liberi nel liquido gastrico, in un animale digiuno. 500 d.

Fig. 36, 37. Parti verdi delle cellule di *Ulva*, irregolarmente alterate, libere nel contenuto intestinale. 1000 d.

Fig. 38, 39. Parti verdi ecc., quasi normali, coi cloroplasti bene evidenti, liberi c. s. 1000 d.

Fig. 40—42. Cloroplasti liberi nel contenuto intestinale, in via di scolorimento. 1000 d.

Fig. 43—48. Grani bruni liberi nel contenuto intestinale. In alcuni si vedono dei cloroplasti imbruniti, in altri la clorofilla imbrunita è precipitata in forma di granuli. 1000 d.

Fig. 49. Diatomea colla clorofilla imbrunita, nello stomaco. 1000 d.

Fig. 50. *A.* III. Tre diatomee, nello stomaco. Due colla clorofilla bruna, una scolorita completamente. 1000 d.

Fig. 51—67. Cellule assorbenti clorofilliche del fegato e loro grani.

Fig. 51. *A. limacina.* Poche ore dopo un pasto seguito a lungo digiuno. Cellula che ha assorbito un grano bruno e molti granuli di clorofilla verde precipitata. 500 d.

Fig. 52. *A. limacina* VII. Un giorno dopo un pasto seguito a lungo digiuno. 500 d.

Fig. 53, 54. *A. depilans* I. Animale freschissimo, col canale digerente completamente riempito. La cellula della Fig. 53 incominciava a contrarsi, quella della Fig. 54 è normale. In questa il colorito marrone chiaro diffuso come tinta di fondo è dovuto non ad una colorazione diffusa della cellula, ma all' effetto dei grani bruni fuor di fuoco. 500 d.

Fig. 55. *A. limacina* II. Animale fresco ma collo stomaco vuoto. Sottile cellula clorofillica piena di grani bruni piccoli. Cfr. coi grani bruni contenuti in scarsa quantità nello stomaco dello stesso animale (Fig. 35). 500 d.

Fig. 56. *A. depilans.* Animale fresco e in attività digestiva. Cellula con grani bruni e granuli di clorofilla verde ammassati. 500 d.

Fig. 57. *A. limacina.* Cellula avente all' apice un prolungamento simile a un piccolo pseudopode. 500 d.

Fig. 58. *A. limacina* II. Animale a digiuno da qualche tempo. Cellula clorofillica con cloroplasti scoloriti. (La Fig. è alquanto più marcata del vero.) 500 d.

Fig. 59. *A. limacina* III. A digiuno da tre giorni. Ammasso irregolare di

Digitized by Google

grani bruni più o meno scoloriti e di gocce di secreto, rosa (appartenenti alle cellule secernenti a piccole gocce). 500 d.

Fig. 60. *A. limacina.* Porzione di una cellula clorofillica divenuta sferica. Nell' interno, cloroplasti e grani bruni. 1000 d.

Fig. 61. Lo stesso animale. Un grano bruno di altra cellula simile, libero nel campo del microscopio per rottura della cellula. 1000 d.

Fig. 62. *A. limacina* VII. Un grano bruno di cellula clorofillica a 1000 d.

Fig. 63. *A. limacina.* Grani bruni alterati, dall' interno di cellule clorofilliche. 1000 d.

Fig. 64—67. *A. limacina* IV. A digiuno da tre giorni. Grani bruni a 1000 d.

Fig. 64. Da un grano bruno tutto di colore verde-bruno, alcuni granuli interni (resti dei cloroplasti?).

Fig. 65. Grano bruno-verdastro con granuli divenuti rosa.

Fig. 66. Tre grani divenuti rosa, con granuli dello stesso colore.

Fig. 67. Un grano divenuto rosa, senza granuli.

Fig. 68—103. Cellule secernenti a grandi gocce, e loro gocce.

Fig. 68. *A. limacina.* Giovane cellula secernente, con un lungo ciglio vibratile 500 d.

Fig. 69. *A. limacina.* Stadio precoce di una cellula secernente, con minute gocce diffuse. 1000 d.

Fig. 70. *A. limacina.* Stadio più avanzato. Intorno alla cellula, una corona di gocce interstiziali. 500 d.

Fig. 71, 72. *A. limacina.* Formazione delle masse di secreto dalle gocce. Nella Fig. 71 vi è un ammasso di gocce chiare contenenti un punto più scuro interno. Durante l'osservazione le gocce si riuniscono, i punti scuri pure tra loro, e si arriva così all' aspetto rappresentato nella Fig. 72. 500 d.

Fig. 73. *A. limacina.* Ammasso di gocce chiare, con o senza gocciolina scura interna. 500 d.

Fig. 74. *A. limacina.* Una cellula secernente tra due cellule sferulose. I nuclei sono nascosti. 500 d.

Fig. 75. *A. limacina.* A digiuno da due giorni. Estremità di un canalino epatico veduto dal di sopra. 250 d.

Fig. 76. *A. depilans* X. Cellula secernente con massa di secreto e molte gocce simili alle interstiziali (il nucleo è nascosto). 500 d.

Fig. 77. *A. depilans.* Cellula secernente con massa di secreto bigio-plumbea. 500 d.

Fig. 78. *A. limacina.* Massa di secreto di color verdone scuro. 500 d.

Fig. 79. *A. limacina.* Cellula secernente con massa di secreto rossastra. In basso il nucleo. 500 d.

Fig. 80, 81. Masse di secreto di varii colori. 500 d.

Fig. 82, 83. *A. limacina.* Masse di secreto composte di una o poche gocce, di color violaceo. 500 d.

Fig. 84. *A. limacina.* Ha mangiato dopo il digiuno ed è in via di digestione. Cellula secernente allungata colla massa di secreto ridotta in piccole gocce. 500 d.

Fig. 85. Lo stesso animale. Massa di secreto con complicata struttura. È in fuoco il cerchio massimo orizzontale. 1000 d.

Digitized by Google

Fig. 86. Lo stesso animale. Massa di secreto che si è divisa in parti. 1000 d.
Fig. 87. Idem divisa in gocce assai piccole. 1000 d.
Fig. 88. Come la Fig. 86. 1000 d.
Fig. 89. *A. depilans* X. Massa di secreto allungata. Verso l'apice l'aspetto è simile a quello delle gocce interstiziali. 500 d.
Fig. 90. *A. limacina.* Massa di secreto con gocce interne. 1000 d.
Fig. 91. Lo stesso animale. Una goccia uscita da una massa di secreto simile alla precedente. 1000 d.
Fig. 92. *A. limacina.* Goccia di secreto con iridescenze verdastre. 1000 d.
Fig. 93, 94. Lo stesso animale. Gocce di secreto con granuli interni. 1000 d.
Fig. 95, 96. Lo stesso animale. Gocce di secreto quasi incolore. 1000 d.
Fig. 97. *A. limacina.* Gocce di secreto colla frequente forma ad 8. 1000 d.
Fig. 98. Lo stesso animale. Grossa goccia di secreto verde a struttura raggiata. È in fuoco un piano poco più elevato del cerchio massimo orizzontale. 1000 d.
Fig. 99. La stessa goccia. È in fuoco un piano assai più elevato. 1000 d.
Fig. 100. Lo stesso animale. Goccia di secreto rossastra a struttura raggiata (fuoco come nella 98). 1000 d.
Fig. 101. Lo stesso animale. Gocce di secreto rossastre senza struttura raggiata. 1000 d.
Fig. 102. Gocce di secreto delle cellule secernenti a piccole gocce, di colore rossastro. 500 d.
Fig. 103. Lo stesso animale. Id., di colore violaceo. 500 d.
Fig. 104. *A. depilans* I. In piena attività digerente. Cellule sferulose a struttura minuta, con abbondantissime gocce interstiziali. 500 d.
Fig. 105. *A. limacina.* Piccole gocce sferulose a struttura tipica e regolare, con poche gocce interstiziali. 500 d.
Fig. 106. *A. limacina.* Cellula sferulosa regolare con fitta rete di gocce interstiziali. 500 d.
Fig. 107. *A. limacina.* Cellule sferulose eccezionalmente allungate. 500 d.
Fig. 108. *A. limacina.* Cellule sferulose con sferule non tutte uguali, senza gocce interstiziali. 500 d.
Fig. 109. *A. depilans* VIII. Poche ore dopo il pasto. Grosse cellule sferulose, con sferule di diversa grandezza e scarse gocce interstiziali. 500 d.
Fig. 110. *A. limacina.* Una cellula sferulosa piccola e tipica accanto a una a grosse sfere opache. 500 d.
Fig. 111. *A. limacina.* Estremità di un canalino epatico visto dal di sopra. È composto di cellule sferulose senza struttura. 50 d.
Fig. 112. *A. limacina.* Tre giorni di digiuno. Grosse cellule sferulose a struttura a grosse sfere, senza gocce interstiziali. 500 d.
Fig. 113. *A. limacina.* Cellula sferulosa, o frammento, divenuta sferica, natante libera nel campo del microscopio. Struttura a grosse sfere opache. 500 d.
Fig. 114. *A. limacina.* Cellula epiteliale intestinale isolata, alquanto arrotondata dalla parte della base. 1000 d.

Digitized by Google

## Tavola 18.

Fig. 115. *A. limacina.* Epitelio plicoso di un grosso canale escretore. La freccia indica il movimento delle ciglia vibratili. *c* parte corrispondente alla camera epatica e al cieco; dalla parte opposta, il fegato. 500 d.

Fig. 116. *A. limacina.* Epitelio del 1. tipo. Quattro cellule clorofilliche, con tre cellule secernenti a piccole gocce. Sublimato, emallume sulle sezioni. Grossezza della sezione: 3 $\mu$. 1000 d.

Fig. 117. *A. depilans.* Epitelio del 1. tipo. Tre cellule clorofilliche. Sublimato, emallume. Grossezza: 10 $\mu$. 500 d.

Fig. 118. *A. limacina.* Cellula secernente a grandi gocce colla massa di secreto in via di formazione (il colore è più scuro del naturale, per causa della sostanza colorante). Sublimato, tionina. Grossezza: 5 $\mu$. 1000 d.

Fig. 119, 120. Lo stesso preparato. Cellula secernente a grandi gocce in due sezioni contigue. Lo stadio è precedente a quello della Fig. 118. Il nucleo è immerso nella sostanza pigmentata. 1000 d.

Fig. 121. *A. depilans.* Canale di passaggio, con cellule di tutte le specie. Sotto all' epitelio vibratile, una cellula gangliare. Sublimato acetico, emallume. 200 d.

Fig. 122. *A. depilans.* Epitelio del 2. tipo, con sole cellule sferulose (le sferule sono state disciolte dai reagenti). Sublimato acetico, emallume. 500 d.

Fig. 123. *A. depilans.* Epitelio del cieco, di media altezza, con zona di granuli verdi. Tre cellule mucipare in diversi stadi. Sublimato acetico, carmino boracico. 500 d.

Fig. 124. Lo stesso preparato. Epitelio cecale di massima grandezza, senza zona granulare. Con quattro cellule mucipare in diversi stadi. Tra le ciglia una quantità di gocce di muco. 500 d.

Fig. 125. Lo stesso preparato. Epitelio cecale di media grandezza, con tre cellule mucipare vuote. 500 d.

Fig. 126. Lo stesso preparato. Epitelio cecale assai basso con una cellula mucipara in piena attività ed una in degenerazione. 500 d.

Fig. 127. Lo stesso preparato. Epitelio cecale di minima altezza, senza cellule mucipare, con abbondante zona granulare. 500 d.

*Pleurobranchaea Meckelii.*

Fig. 128. Giovane cellula epatica, con due lunghe ciglia. 500 d.

Fig. 129. Cellula epatica ancora cigliata, con poche gocce di secreto in via di formazione. 500 d.

Fig. 130. Massa di secreto, da una cellula adulta, nello stadio detto riserva di secreto. 500 d.

Fig. 131. Cellula divenuta sferica, nello stesso stadio. 500 d.

Fig. 132. Masse di secreto rosa anzichè gialle. 500 d.

Fig. 133. Cellula divenuta sferica, con massa di secreto rosa. 500 d.

Fig. 134. Grande massa di secreto, rosa, senza struttura. 500 d.

Fig. 135. Idem, in cui si è formata una suddivisioneinterna (struttura a sferule). 500 d.

Fig. 136. Cellula non ancora completamente divenuta sferica, in cui da una massa gialla si son formate numerose goccioline. 500 d.

Digitized by Google

Fig. 137. Cellula in via di contrazione, in uno stadio di formazione delle gocce di secreto. 500 d.
Fig. 138—142. Gruppi di gocce di secreto, derivati da cellule artificialmente rotte, di vario colore. Da diversi animali. 500 d.
Fig. 143. Cellula piena di gocce di secreto rosse, di forma quasi normale. 500 d.
Fig. 144. Una massa o grossa goccia di secreto, da una cellula simile alla precedente. 500 d.
Fig. 145. Piccola cellula (o frammento) divenuta sferica. Struttura granulosa, senza pigmento. 500 d.
Fig. 146. Cellula di struttura simile alla precedente, ma con qualche granulo pigmentato. 500 d.
Fig. 147, 148. Cellule che da poco han perduto le ciglia, con qualche goccia verde. 500 d.
Fig. 149. Gocce poco pigmentate, con macchie più scure, inizio delle gocce verdi di secreto. 500 d.
Fig. 150. Cellula di forma quasi naturale, piena di gocce verdi di secreto. 500 d.
Fig. 151. Cellula di forma quasi naturale, piena di gocce con macchie pigmentate. 500 d.
Fig. 152. Cellula simile, divenuta sferica, con alcune macchie notevolmente ingrandite. 500 d.
Fig. 153. Cellula divenuta sferica, con gocce verdi scure. 500 d.
Fig. 154. Cellula simile alla 152, ma in stadio più progredito. 500 d.
Fig. 155. Cellula con gocce di secreto verde vivo, a completo sviluppo (un poco contratta). 500 d.
Fig. 156. Alcune gocce, da cellule simili. 500 d.
Fig. 157. Gocce di secreto in un animale digiuno da 7 giorni. 500 d.
Fig. 158. Cristalli nel fegato disfatto dello stesso animale. 500 d.
Fig. 159. Ammasso di gocce di secreto trovate accidentalmente nell' intestino, in un animale digiuno. 500 d.
Fig. 160. Sezione di un canalino epatico, con cellule in varii stadii. Sublimato, emallume. 100 d.
Fig. 161. Lo stesso preparato. Cellule con masse e gocce di secreto. 500 d.
Fig. 162. Epitelio epatico senza cellule nello stadio di riserva di secreto. Sublimato, emallume. 500 d.
Fig. 163. Lo stesso preparato. Cellule a pigmentazione ancora diffusa, per mostrare la posizione apicale dei nuclei. 500 d.
Fig. 164. Lo stesso preparato. Gruppo delle più grandi cellule, che hanno perduto tutto il secreto. 500 d.

*Helix aspersa* e *pomatia*.

Fig. 165—169. Digestione della gramigna nell' ingluvie.

Fig. 165. Cellule con protoplasma in via di contrazione e cloroplasti diminuiti. 500 d.
Fig. 166. Cellula dell' erba, natante libera nel liquido gastrico. 500 d.
Fig. 167. Cloroplasti liberi, alquanto imbruniti. 500 d.
Fig. 168. Due cloroplasti uniti, probabilmente in un frammento di cellula vegetale. 500 d.
Fig. 169. Cloroplasti liberi, a struttura nettamente granulare. 1000 d.
Fig. 170. *Helix aspersa*. Cellula epatica sferulosa. 500 d.

Digitized by Google

Fig. 171. *H. aspersa* (d'estate). Cellula con massa di secreto. 500 d.
Fig. 172. *H. aspersa* (alla fine dell' inverno). Massa di secreto con gocce. 500 d.

*Ostrea edulis.*

Fig. 173. Gocce di secreto delle cellule epatiche, isolate nel campo del microscopio. 1000 d.
Fig. 174. Idem, ma invece tolte da un ammasso di gocce assai cospicuo. 1000 d.

*Octopus macropus, Eledone moschata, Sepia officinalis.*

Fig. 175. *Octopus macropus.* Un infusorio contenuto nel canale digerente. 1000 d.
Fig. 176. Lo stesso animale. Un infusorio contenuto nel canale digerente. La parte superiore nella figura vibra come un insieme di ciglia. 1000 d.
Fig. 177. Lo stesso animale. Un infusorio simile al precedente, dopo che ha cessato i movimenti e si è un po' contratto. 1000 d.
Fig. 178, 179. *Sepia officinalis.* Cellule epatiche con poche gocce di secreto (contratte). 500 d.
Fig. 180. *Octopus macropus.* Cellula epatica (contratta) con gocce di secreto che tendono ad ammassarsi. 500 d.
Fig. 181. *Sepia officinalis.* Cellula epatica (contratta) con una sola goccia di secreto. È visibile il nucleo. 500 d.
Fig. 182. *Eledone moschata.* Cellula epatica (contratta) con una sola goccia di secreto nettamente formata, e pigmentazione piuttosto diffusa. 500 d.
Fig. 183. *Eledone moschata.* Cellule come la precedente, con qualche macchia rossa. 500 d.
Fig. 184. *Octopus macropus.* Cellula con gocce di secreto riunite in una massa. Appena cominciata la contrazione. 500 d.
Fig. 185. Lo stesso animale. Goccia di secreto da una massa di secreto di una cellule simile alla precedente. 1000 d.
Fig. 186. *Sepia officinalis.* Cellula con massa di secreto contenente cristalli. Contratta. Il nucleo in basso. 500 d.
Fig. 187. *Octopus macropus.* Nelle feci del digiuno, tratte dall' intestino. Gocce di secreto con frammento di cellula, la quale ha emesso degli spunzoni. 500 d.
Fig. 188. Lo stesso animale. Nel fegato disfatto, pezzo di cellula contratta, con qualche sferula e qualche goccia. 500 d.
Fig. 189. *Sepia officinalis.* Animale in piena digestione. Ammasso di gocce di secreto, contornate da una zona incolora, nell' intestino (uguali nell' ingluvie, nello stomaco, nel fegato disfatto). 500 d.
Fig. 190. *Octopus macropus.* Cellula contratta con goccia di secreto intensamente rossa (piena estate). 500 d.
Fig. 191. *Octopus macropus.* Massa di secreto con zona esterna più chiara (piena estate). 500 d.
Fig. 192. *Octopus macropus.* Cellula con massa di secreto rossa, contenente qualche cristallo (piena estate). In basso il nucleo.
Fig. 193. *Sepia officinalis.* Dal fegato. Sfera incolora con qualche goccia di secreto rosso. 500 d.
Fig. 194. *Octopus macropus.* Cellula contratta, con pigmentazione diffusa e punti rossi. 500 d.

Digitized by Google

Fig. 195. *Eledone moschata.* Cellula contratta, con gocciole giallognole, aventi ciascuna un punto rosso. 500 d.
Fig. 196. *Eledone moschata.* Cellula contratta con soli granuli rossi. 500 d.
Fig. 197. *Octopus macropus.* Cellula con granuli rossi, in forma naturale. 500 d.
Fig. 198. La stessa, dopo un certo tempo di osservazione. 500 d.
Fig. 199. *Sepia officinalis.* Sfera con granuli rossi, nel fegato disfatto. 500 d.
Fig. 200. *Sepia officinalis.* Cellula sferulosa, o frammento, contratta, a struttura non tipica. 500 d.
Fig. 201, 202. *Eledone moschata.* Idem, 500 d.
Fig. 203. *Octopus macropus.* Cellula sferulosa a struttura tipica. 500 d.
Fig. 204. *Eledone moschata.* Cellula sferulosa tipica, pigmentata. 500 d.
Fig. 205. La stessa a 100 d.
Fig. 206—209. *Sepia officinalis.* Animale ucciso dopo il pasto. Assorbimento del grasso nello stomaco e nel cieco. Sezioni — Ac. osmio-cromo-acetico. Fucsina. (Solo le gocce nere sono tinte dall' ac. osmico, il resto, anche se segnato in nero, è tinto dalla fucsina.)
Fig. 206. Stomaco. Porzione di epitelio senza grasso. 500 d.
Fig. 207. Stomaco. Porzione di epitelio con qualche goccia di grasso. 500 d.
Fig. 208. Stomaco. Porzione di epitelio pieno zeppo di gocce di grasso. 500 d.
Fig. 209. Cieco. Epitelio di un sepimento. 1000 d.

## Indice.

pag.
I. Introduzione . . . . . 281
II. Concetto della ricerca e tecnica . . . . . 285
III. Aplysia depilans e limacina . . . . . 296
1. Anatomia del canale digerente . . . . . 296
2. Istologia del canale digerente e del fegato sommariamente . . . 301
3. Meccanica della digestione . . . . . 307
4. La digestione degli alimenti studiata al microscopio . . . . . 319
5. Fegato. — Cellule assorbenti clorofilliche . . . . . 330
6. Fegato (segue). — Cellula secernenti a grosse gocce . . . . . 345
7. Fegato (segue). — Cellule secernenti a piccole gocce . . . . . 356
8. Fegato (segue). — Cellule sferulose . . . . . 358
9. Le cellule epatiche secondo MAZZARELLI. . . . . 362
IV. Pleurobranchaea Meckelii . . . . . 365
V. Helix aspersa e pomatia . . . . . 373
VI. Cefalopodi . . . . . 377
VII. Ostrea edulis . . . . . 382
VIII. Appendice. — Osservazioni spettroscopiche . . . . . 385
IX. Sommario dei resultati . . . . . 387
X. Nota aggiuntiva . . . . . 393
Bibliografia . . . . . 397
Spiegazione delle figure . . . . . 399

Digitized by Google

# La pseudogamia osmotica nel Dentalium entalis L.

## Nota I.

Per il

Dott. **V. Ariola.**

Un argomento di grande importanza per la chimica biologica e per le applicazioni alle teorie biologiche in genere, richiamò in questi ultimi tempi l'attenzione di varii naturalisti e fisiologi: la possibilità cioè di determinare mediante l'azione di adatte soluzioni lo sviluppo di uova non fecondate.

Già il TICHOMIROFF[1] nel 1886 aveva sperimentato sulle uova del Bombice del gelso gli effetti di determinate eccitazioni meccaniche e chimiche (strofinamento, immersione in acido solforico) trovando che »le uova non fecondate rispondono agli eccitamenti e sono suscettibili di un principio di sviluppo partenogenetico (partenogenesi artificiale)«. Il fatto rimasto isolato per allora, fu recentemente ripreso da altri studiosi, che lo trattarono inoltre da un punto di vista più ampio e generale. Tra essi ha il primo posto il LOEB[2] il quale, in

[1] TICHOMIROFF, A. Sullo sviluppo delle uova del Bombice del gelso, sotto l'influenza dell' eccitazione meccanica e chimica. in: Boll. Mens. Bachicoltura Padova 1886.

[2] LOEB, J., On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larvae (Plutei) from the unfertilized eggs of the sea urchin. in: Amer. Journ. Phys. Vol. 3 1899 pag. 135.

Idem, On the artificial production of normal larvae from the unfertilized eggs of the sea urchin (*Arbacia*). ibid. pag. 434.

Idem, On artificial parthenogenesis in sea urchins. in: Science 1900 Vol. 11 pag. 612.

Idem, Further experiments on artificial parthenogenesis and the nature of process of fertilization. in: Amer. Journ. Phys. Vol. 4 1900 pag. 178.

Idem, Artificial parthenogenesis in Annelids (*Chaetopterus*). in: Science (2) Vol. 12 1900 pag. 170.

Idem, Experiments on artificial parthenogenesis in Annelids (*Chaetopterus*) and the nature of the process of fertilization. in: Amer. Journ. Phys. Vol. 4 1901 pag. 423.

Digitized by Google

una serie di lavori, espone i risultati di lunghe ricerche, dirette a dimostrare la esistenza di uno sviluppo partenogenetico in uova non fecondate, quando vengano sottoposte a trattamenti speciali per mezzo di sostanze di varia natura.

Gli animali sui quali quel fisiologo ha sperimentato sono tutti marini e appartengono al tipo degli Echinodermi (*Arbacia*, *Asterias*, *Strongylocentrotus*) e a quello degli Anellidi (*Chaetopterus*); le sostanze eccitanti adoperate sono zuccheri, acidi e vari ioni in soluzioni diversamente titolate, e la loro azione, in maggiore o minor grado, fu quella di determinare quasi sempre un principio di segmentazione partenogenetica. Per alcune di tali soluzioni ($MgCl_2$, $CaCl_2$, KCl, NaCl) tra loro mescolate, il LOEB ottenne non solo i primi stadi di divisione cellulare, ma larve natanti (plutei, trocofore), conservatesi viventi per diversi giorni[1].

E non solo; ma l'autore cercò altresì di spiegare le cause efficienti del fenomeno, e prima emise l'ipotesi dell' influenza specifica degli ioni sul plasma ovulare, poi modificando quella sua prima veduta, attribuì alla pressione osmotica delle soluzioni, agenti per disidratazione e successiva idratazione (tonogamia), lo sviluppo larvale delle uova vergini; quest' ultima ipotesi fu accettata da Y. & M. DELAGE e poi da GIARD.

I brillanti risultati esposti dal LOEB e ammessi quasi unanimamente dai più competenti biologi[2], e l'avere quell' autore genera-

[1] Altri autori hanno studiato l'azione cinetica di tali sostanze sulle uova non fecondate: il MORGAN (Further Studies on the Action of Salt-solutions and of other Agents on the Eggs of *Arbacia*. in: Arch. Entwickelungsmech. 8. Bd. 1899 e 10. Bd. 1900) su quelle di *Arbacia*; il GIARD su quelle di *Asterias rubens* e di *Psammechinus miliaris* (Développement des œufs d'Echinodermes sous l'influence d'actions kinétiques anormales. in: C. R. Soc. Biol. Paris Tome 52 1900 pag. 442); il BATAILLON sulle uova di *Rana esculenta* e di pesci d'acqua dolce La segmentation parthénogénétique expérimentale chez les Amphibiens et les Poissons. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 131 1900 pag. 115); il RONDEAU-LUZEAU su quelle di *Rana fusca* (Action des solutions isotoniques de chlorures et de sucre sur les œufs de *Rana fusca*. in: C. R. Soc. Biol. Paris Tome 53 1901 pag. 433); l'HENNEGUY su quelle di *Rana temporaria* (Essai de parthénogenèse expérimentale sur les œufs de Grenouille. ibid. pag 351) ed altri, con diversi e talora opposti risultati e conclusioni.

[2] Il VIGUIER in diverse note (L'hermaphroditisme e la parthénogénèse chez les Echinodermes. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 131 1900 p. 63; La théorie de la fertilisation chimique des œufs, de M. J. LOEB. ibid. pag. 118; Fécondation chimique ou parthénogénèse? in: Ann. Sc. N. (8) Tome 12 1901 pag. 87) contesta i risultati del LOEB sostenendo essere gli animali da quest' autore



Digitized by Google

lizzato le sue conclusioni, ritenendole estensibili a tutti gli altri gruppi di animali, non esclusi i mammiferi, mi fecero determinare, per assicurarmi fin dove fossero vere le ipotesi del Loeb, a intraprendere ricerche sulla partenogenesi artificiale dei molluschi, gruppo non ancora studiato da tale punto di vista.

Le mie esperienze cominciarono nei primi di agosto, e la specie scelta per istudio fu il *Dentalium entalis* L., come quello che meglio si prestava allo scopo, sia per l'abbondanza con cui esso si riscontra nel golfo di Napoli, sia per l'epoca favorevole della maturità sessuale, e sia finalmente e sopratutto per essere stato irrefutabilmente provato dagli studii di Lacaze-Duthiers la inesistenza di ermafroditismo in detta specie.

Seguendo le indicazioni del Loeb, preparai le soluzioni di Cloruro di sodio, di potassio, di calcio e di magnesio $^{20}/_{8}$, $^{10}/_{8}$ e $^{5}/_{8}$ normale in acqua marina e distillata, non trovandosi nei lavori di quell' autore notizia sulla qualità d'acqua adoperata nei suoi esperimenti; altre soluzioni feci di Nitrato potassico 1 % e di zucchero 10 %.

Le esperienze su numerosi individui furono eseguite nei giorni 9, 12, 14, 21 e 27 agosto, 2 e 6 settembre, usando le soluzioni sudette da sole o tra loro mescolate, sia secondo le norme date dal Loeb, sia con modificazioni opportune suggeritemi dalle osservazioni personali nel corso delle ricerche.

Trovando inutile il riportare tutti gli esperimenti singoli da me compiuti, i quali del resto leggermente variano tra di loro e da quelli degli autori citati per gli altri animali, ne trascriverò uno, tolto dal taccuino delle mie note.

21. VIII. 1901.

*Dentalium* ♀ n° 4, ♂ n° 4; le uova furono ripartite in 10 lotti:

| | |
|---|---|
| I. $NaCl$ $^{5}/_{8}$ n. 96 $c^3$ + $CaCl_2$ $^{5}/_{8}$ n. 2 $c^3$ + $KCl$ $^{5}/_{8}$ n. 2 $c^3$ | soluzioni in acqua distillata |
| II. $MgCl_2$ $^{5}/_{8}$ n. 90 $c^3$ + Acqua distillata 10 $c^3$ | |
| III. $MgCl_2$ $^{10}/_{8}$ n. 90 $c^3$ + $CaCl_2$ $^{10}/_{8}$ n. 10 $c^3$ | |
| IV. $MgCl_2$ $^{5}/_{8}$ n. 100 $c^3$. | |
| V. $NaCl$ $^{5}/_{8}$ n. 96 $c^3$ + $CaCl_2$ $^{5}/_{8}$ n. 2 $c^3$ + $KCl$ $^{5}/_{8}$ n. 2 $c^3$ | soluzioni in acqua marina |
| VI. $MgCl_2$ $^{10}/_{8}$ n. 90 $c^3$ + $CaCl_2$ $^{10}/_{8}$ n. 10 $c^3$ | |
| VII. $MgCl_2$ $^{5}/_{8}$ n. 100 $c^3$ | |
| VIII. $KNO_3$ 1 % 100 $c^3$ | |
| IX. Uova fecondate con sperma | |
| X. Acqua marina n. (controllo). | |

trattati per sè stessi ermafroditici. Avendo io pure sperimentato su alcuni echinodermi, spero in una prossima nota di risolvere la questione.

Digitized by Google

I diversi lotti furono lasciati per circa due ore nelle soluzioni di esperimento (ore 10.30—12.30) e poscia passati in acqua marina normale.

Osservazione A. ore 16 stesso giorno.

Molte uova del lotto IX sono in via di segmentazione, variabile dallo stadio 2 cellule a 32; qualcuno a quello di morula; le uova non segmentate sono rivestite dalla membrana vitellina.

In tutti gli altri lotti non vi è accenno a divisione cellulare; le uova del lotto X conservano la membrana vitellina, mentre di quelle delle altre soluzioni molte ne sono rimaste prive.

Osserv. B. 22. VIII. ore 8.

Lotto I. Nessuna traccia di segmentazione; la maggior parte delle uova è ben conservata; alcune tuttavia presentano superficie granulosa, come per subita erosione; in tutte manca la membrana vitellina.

Lotto II. Le uova sono intatte ma senza accenno a segmentazione; alcune conservano la membrana.

Lotto III. Tutte le uova sono guaste e in via di disgregamento.

Lotto IV. Sebbene nella maggioranza si abbia un principio di decomposizione e superficie granulosa, pure alcune conservano contorno regolare; in complesso però le condizioni di questo lotto sono migliori di quelle del precedente.

Lotto V. Le uova sono tutte disfatte e guaste.

Lotto VI. Idem.

Lotto VII. Sebbene in cattive condizioni, le uova di questo lotto sono meglio conservate di quelle dei due lotti precedenti.

Lotto VIII. Tutte le uova sono in decomposizione inoltrata.

Lotto IX. Molte uova sono allo stadio moruliforme; nessuno però ha oltrepassato questa condizione. Qualcuno è in via di disgregamento.

Lotto X. In generale le uova sono ben conservate, ma nessuno ha traccia di segmentazione.

Osserv. C. ore 15.

Tranne le uova dei lotti I e X che presentano una condizione immutata rispetto all' osservazione precedente, in tutte quelle degli altri lotti la decomposizione aumenta; a ciò concorre la comparsa di numerosi infusori.

Osserv. D. 23. VIII. ore 7.30.

Tutti i lotti sono ripieni di infusori; le uova sono in crescente putrefazione e vengono abbandonate.

La temperatura misurata dell' ambiente non superò, durante l'esperienza, 24° centigradi.



Digitized by Google

Come in questa esperienza così nelle altre, per nessuna soluzione di Loeb, le uova del Dentale subirono eccitazione e conseguente principio di segmentazione; anzi, confrontandole con quelle tenute sempre in acqua marina normale, si trova che l'azione degli ioni, in maggiore o minor grado, fu deleteria alle uova stesse. Il risultato negativo delle mie ricerche quindi sui molluschi, concordando pressappoco con quello di quasi tutti gli esperimentatori degli altri animali, mi conduce a conclusioni non conformi a quelle alle quali è venuto il Loeb in base ai suoi esperimenti, dei quali, pur essendo esatti i risultati, non lo sono le interpretazioni. Ma su di esse presto ritornerò per un' ampia discussione.

Napoli, settembre 1901.

Digitized by Google

# Le pesche pelagiche abissali eseguite dal Maia nelle vicinanze di Capri.

## Relazione

del

**Dr. Salvatore Lo Bianco.**

Con una carta topografica (tav. 19).

Il Signor F. A. Krupp di Essen, appassionato cultore di zoologia marina, si reca da varii anni a Capri nei mesi invernali e, aiutato dalla Stazione Zoologica con i mezzi di cui essa dispone, si occupa dello studio della fauna che si trova nel nostro golfo.

Volendo egli rendere possibile delle esplorazioni sistematiche sul Plankton profondo del golfo di Napoli e delle sue adiacenze col Yacht a vapore Maia, fatto venire a tal' uopo dall' Inghilterra, ha iniziato nella scorsa primavera delle pesche pelagiche a grandi profondità. Queste pesche hanno avuto come scopo principale l'esperimentare la nave ed il funzionamento degli apparecchi da pesca, nonchè quello di addestrare l'equipaggio ad acquistare in tal modo la pratica e le cognizioni necessarie per le esplorazioni da farsi eventualmente in prosieguo.

Ricerche del genere nel nostro golfo erano state finora tentate la prima volta nell' Agosto e Settembre 1886 dal Prof. Chun[1] che col vaporino della Stazione Zoologica, il Johannes Müller, si spinse fino al gruppo delle isole Pontine, pescando con reti pelagiche fino alla profondità di 1400 metri.

La Maia è una piccola nave, lunga 25 metri, tutta coverta, e della portata di 40 tonnellate. A bordo vi era un molinello di ferro al quale si avvolgevano 2000 metri di cavo d'acciaio, dello spessore

[1] C. Chun, Die pelagische Thierwelt in größeren Meerestiefen [etc.]. in: Bibl. Z. 1. Heft 1887.

Digitized by Google

di 6 mm., che era in comunicazione con una massiccia ruota di rame, alla quale aderiva per tre o quattro giri, per ottenere il relativo attrito sufficiente per filarlo e salparlo. Questa ruota era disposta in senso orizzontale sulla prua ed era manovrata da un piccolo motore a vapore, che ordinariamente serve a salpare l'ancora. Oltre le reti planktoniche quantitative dell' HENSEN, a bordo vi erano la propella del PALUMBO, modificata dal PETERSEN, e quelle reti e draghe che sono in uso nella Stazione Zoologica per le pesche ordinarie quotidiane. Fu fatto poi costruire una grande rete qualitativa a grosso sacco conico, con apertura d'entrata, circondata da un cerchio metallico, del diametro di 95 centimetri e con l'orifizio terminale di 20 cm. A questo sacco, lungo metri 3.60 e costruito con stamigna da ricamo, a maglie della grandezza di circa 0.5 mm., si legava all' estremità terminale un recipiente a guisa di gabbia, fatto con filo di rame e foderato internamente con seta da buratto.

Per evitare che gli animali catturati dalla rete uscissero di nuovo, si aggiunse al primo un secondo sacco interno, anch' esso conico e della medesima stoffa, ma di dimensioni di circa la metà del sacco esterno. Tale rete verrà indicata col nome di Grosso Bertovello.

Le pesche, cominciate nell' Aprile 1901, e sovente interrotte dal cattivo tempo, furono proseguite per tutto il mese. Si fecero varie pescate dalla superficie fino a raggiungere grandi profondità, filando 1500 metri di cavo metallico; per queste furono usate tanto la draga di fondo, che le reti planktoniche.

Il numero delle retate raggiunse quello di 58, fra le quali 17 furono eseguite più specialmente allo scopo di raccogliere il Plankton profondo; per queste ultime si filarono da 500—1500 metri di cavo d'acciaio. Tali retate furono eseguite al S. del golfo di Salerno, di Capri e di Bocca grande, lontano 3—16 chilometri dalla costa. In questa zona, una delle più profonde delle vicinanze del golfo di Napoli, si trovano avvallamenti che raggiungono la profondità di oltre i 1000 metri.

Essendo tali profondità finora poco o nulla esplorate, vi era molto da aspettarsi delle pescate fatte; pure i risultati ottenuti hanno sorpassato di molto l'aspettativa, tenuto presente che queste pesche del Maia costituiscono una prima pruova, e che esse furono condotte senza alcuna preparazione preventiva e con mezzi relativamente molto semplici.

Il Signor F. A. KRUPP che con grande interesse e con molto perizia diresse tutte le operazioni di pesca, tenendo conto esatto di

Digitized by Google

tutto quanto si riferiva alle singole pescate, mi ha affidato l'incarico di fare una relazione sulle raccolte fatte con le 17 retate di profondità, come quelle che offrono su tutte le altre, il maggior interesse. Ed io colgo l'opportunità nel pubblicare le seguenti pagine, di ringraziarlo, per avermi permesso di studiare forme pelagiche così importanti, molte delle quali finora non erano state ancora pescate nel Mediterraneo, nè trovate nel golfo di Napoli.

All' elenco delle specie pelagiche fo seguire, come appendice, l'enumerazione di alcune forme bentoniche abissali, venute su col Grosso Bertovello, che nella retata 58, per la quale si filarono 1500 metri di cavo metallico, per caso toccò il fondo e si riempì completamente di fango.

È da augurarsi che queste esplorazioni potranno essere continuate, come è nell' animo del Signor F. A. Krupp, con apparecchi per quanto possibile sempre più perfetti ed adatti allo scopo. E ciò sarà di grandissima importanza per la conoscenza della fauna planktonica profonda del Mediterraneo, perchè tali esplorazioni contribuiranno certamente a far luce sul problema della sua distribuzione batimetrica e orizzontale, ed apporteranno inoltre nuovi e interessanti dati sulla biologia di queste forme animali e sulle condizioni fisiche dell' ambiente nel quale esse vivono.

Nelle seguenti tabelle si trovano raccolti i nomi degli animali pescati da ogni singola retata, nonchè le notizie riguardanti la rete usata, il tempo, la lunghezza del cavo filato, la località e la direzione della retata.

Retata 38 del 2 Aprile. Retina conica aperta. Durata dalle ore 10 alle 11 a. m. Cavo filato 500 metri. A circa 9 chilometri dalla punta della Campanella. Direzione della retata: E. N. E.

**Teleostei:** 1 *Leptocephalus brevirostris*, varie uova di Teleostei.
**Tunicati:** 4 *Oikopleura longicauda*, varii piccoli *Doliolum denticulatum*, 1 *D. Müllerii* (media grandezza).
**Molluschi:** 1 *Pterotrachea mutica*, diverse larve di *Spirialis rostralis*.
**Schizopodi:** 2 *Stylocheiron mastigophorum*, 1 *Nematoscelis* sp. (adulti).
**Isopodi:** Varii *Micronisсus* sp.
**Hyperidi:** 1 *Phronima sedentaria*, 1 *Phronimopsis spinifera*.
**Copepodi:** Moltissime *Temora stylifera*, varie *Euchaeta acuta*, varie *E. marina*, molte *Oncea* sp. e *Oithona* sp., poche *Copilia denticulata* ♀, pochi *Hemicalanus longicornis*, varii *Pleuromma* sp., 6 *Eucalanus elongatus* e varii altri.

Digitized by Google

**Ostracodi:** Molte *Conchoecia Clausii* (giovani ed adulti), poche *C. spinirostris.*
**Dafnidi:** Pochi *Podon intermedius.*
**Anellidi:** Varii pezzi di *Callizonella lepidota* var. *Krohnii*, 1 giovane *Vanadis cristallina*, 2 giovani *Lopadorhynchus Krohnii*, varie *Tomopteris Kefersteinii.*
**Chetognati:** 9 *Sagitta lyra*, varie *S. serratodentata* e *S. bipunctata.*
**Idromeduse:** 4 *Diphyes Sieboldii*, 1 *Abyla pentagona*, varie campane di *Galeolaria aurantiaca*, 1 *Oceania conica* (giovane), 1 *Carmarina hastata* (giovane), varii *Rhopalonema velatum.*
**Antozoi:** 1 larva di Actinide.
**Protozoi:** Varie *Aulacantha scolymantha.*

Vi si trovavano puro moltissime *Halosphaera viridis* (Alghe) e Diatomee del genere *Chaetoceros.*

Retata 39a del 7 Aprile. Retina conica aperta. Dalle ore 10 e 50 alle 11 e 30 a. m. Cavo filato 1000 metri. A circa $7^1/_2$ chilometri da Punta Carena. Direzione: N.

**Tunicati:** Pochi esemplari di *Oikopleura cophocerca*, 2 giovani *Doliolum Müllerii.*
**Molluschi:** 2 giovani *Hyalea tridentata*, varie larve di *Spirialis rostralis.*
**Schizopodi:** 10 *Euphausia pellucida* (adulti) e varie giovani, 1 *Nyctiphanes norvegica* lunga 10 mm. ed 1 lunga 33 mm., 2 *Nematoscelis* sp., 2 *Stylocheiron mastigophorum.*
**Isopodi:** 1 *Branchiophryxus nyctiphanae*, varii *Micronisous* sp.
**Hyperidi:** 1 *Hyperia* sp., 1 *Scina cornigera.*
**Copepodi:** Varie *Temora stylifera*, 4 *Euchirella messinensis*, poche *Setella gracilis* e varie specie dei generi *Oithona*, *Oncea*, *Corycaeus* ecc.
**Ostracodi:** Varie *Conchoecia Clausii*, poche *C. spinirostris.*
**Anellidi:** Poche *Tomopteris Kefersteinii.*
**Chetognati:** 3 *Sagitta lyra*, varie *S. serratodentata* e varie *S. bipunctata.*
**Sifonofori:** Poche *Diphyes Sieboldii.*
**Protozoi:** Varie *Aulacantha scolymantha.*

Retata 39b del 7 Aprile. Rete quantitativa di HENSEN. Dalle ore 10 e 50 alle 11 e 30. Cavo filato 500 metri. A circa $7^1/_2$ chilometri da punta Carena. Direzione: N.

Digitized by Google

La rete quantitativa di HENSEN pescò insieme con la retata 39a e fu legata a 500 metri del medesimo cavo metallico.

**Isopodi:** Varii *Micronisc*us sp.
**Copepodi:** Numerosissimi esemplari di *Setella gracilis* in tutti gli stadii, molti Nauplius e varie piccole specie di Copepodi diversi (*Corycaeus, Temora, Oithona, Oncea* ecc.).
**Anellidi:** Varii giovani di *Callizonella lepidota* var. *Krohnii.*
**Chetognati:** Varie *Sagitta bipunctata.*
**Echinodermi:** Varie *Auricularia* (larve di *Synapta*).
**Protozoi:** Molte *Acanthometra* e molti *Ceratium.* Vi si rinvennero pure molte *Halosphaera viridis* (Alghe).

---

Retata 40a dell' 8 Aprile. Retina conica aperta. Dalle ore 10 e 15 alle 11 a. m. Cavo filato 1000 metri. A circa 3 chilometri dai Faraglioni di Capri. Direzione: O.

**Teleostei:** 3 *Cyclothone microdon*, varie uova di Teleostei.
**Tunicati:** 1 *Doliolum Müllerii*, poche *Oikopleura cophocerca.*
**Schizopodi:** 11 *Euphausia pellucida*, 2 *Thysanopoda obtusirostris*, 1 *Nematoscelis* sp.
**Copepodi:** Diverse *Euchaeta acuta* e *marina*, *Temora stylifera*, *Candace* sp. ed altri.
**Anellidi:** Varie *Tomopteris Kefersteinii.*
**Chetognati:** Varie *Sagitta enflata* e *S. bipunctata.*
**Idromeduse:** Poche *Diphyes Sieboldii*, alcune *Abyla pentagona*, campane di *Hippopodius luteus*, varii *Rhopalonema velatum*, pezzi di *Aegineta flavescens* e meduse di *Corymorpha nutans.*
**Protozoi:** 2 *Thalassicolla pelagica.*

---

Retata 40b dell' 8 Aprile. Rete quantitativa di HENSEN. Dalle ore 10 e 15 alle 11 a. m. Cavo filato 500 metri. A circa 3 chilometri dai Faraglioni di Capri. Direzione: O.

La rete quantitativa di HENSEN pescò insieme alla retata 40a e fu legata a 500 metri del medesimo cavo metallico.

**Teleostei:** Varie uova di Teleostei.
**Tunicati:** Varii *Doliolum denticulatum.*
**Molluschi:** Larve di *Spirialis rostralis.*

Digitized by Google

**Isopodi:** Varii *Microniscus* sp.
**Copepodi:** Alcune *Euchaeta marina*, alcune *Temora stylifera*, varii *Corycaeus*, diverse *Antaria*, e molte altre specie, e Nauplius appartenenti a varii altri Copepodi.
**Ostracodi:** Varie *Conchoecia Clausii*.
**Anellidi:** Varie *Tomopteris Kefersteinii*.
**Chetognati:** Numerose *Sagitta bipunctata*.
**Echinodermi:** Varie *Auricularia* di *Synapta*.
**Idromeduse:** Varie *Diphyes Sieboldii*, varii grossi *Rhopalonema velatum*, 2 *Carmarina hastata* (giovani).
**Protozoi:** Alcuni *Sphaerozoum punctatum* e *Ceratium tripos*; rinvennero pure *Pyrocystis noctiluca*.

---

Retata 41 del 10 Aprile. Retina conica aperta. Dalle ore 9 e 35 alle 10 e 15 a. m. Cavo filato 1000 metri. A circa 3 chilometri da punta Carena. Direzione: E.

**Tunicati:** Poche *Oikopleura cophocerca* e *O. longicauda*, pochi *Doliolum denticulatum*.
**Molluschi:** 2 *Creseis conica*, diverse larve di *Spirialis rostralis*.
**Schizopodi:** 34 giovani *Euphausia pellucida*, 1 *Stylocheiron mastigophorum*.
**Hyperidi:** Alcune *Hyperia* sp.
**Isopodi:** Varii *Microniscus* sp.
**Copepodi:** Alcune *Euchaeta acuta*, poche *Setella gracilis*, varie *Temora stylifera*, alcuni *Hemicalanus longicornis*, diversi *Corycaeus* e *Pleuromma*, e varii altri.
**Ostracodi:** Varie *Conchoecia Clausii*, poche *C. spinirostris*.
**Anellidi:** 1 giovane *Alciopa Cantrainii*, 1 *Vanadis cristallina*, poche *Tomopteris Kefersteinii*.
**Chetognati:** 2 *Sagitta enflata*, 2 *S. serratodentata*, varie *S. bipunctata*.
**Idromeduse:** 1 larva lunga 1 mm. di *Velella spirans*, campane natanti di *Halistemma rubrum*, varii *Rhopalonema velatum*, 1 *Aglaura hemistoma*, 1 larva di *Aeginopsis mediterranea*, varie *Liriope exigua*.

Retata 42 del 12 Aprile. Propella del PETERSEN. Dalle ore 11 alle 11 e 30 a. m. Cavo filato 1000 metri. A circa 5 chilometri dai Faraglioni di Capri. Direzione: E.

Digitized by Google

**Crostacei decapodi:** 1 *Amalopenaeus elegans* (adulto).
**Schizopodi:** 1 *Nematoscelis* sp.
**Copepodi:** 1 *Eucalanus elongatus*, 1 *Copilia vitrea* ♀, 2 *Setella gracilis*, alcuni *Corycaeus*, alcuni *Pleuromma*, e varii Nauplius di altri Copepodi.
**Ostracodi:** Poche *Conchoecia spinirostris.*
**Dafnidi:** 1 *Podon intermedius.*
**Chetognati:** 6 *Sagitta serratodentata.*
**Protozoi:** 2 *Aulacantha scolymantha.*

---

Retata 43 del 14 Aprile. Grande Bertovello. Dalle ore 3 e 45 alle 5 p. m. Cavo filato 1500 metri. A circa 6 chilometri da punta Campanella. Direzione: E.

**Pesci:** 80 *Cyclothone microdon*, 1 larva di questa specie, 3 *Scopelus Rissoi*, 1 *Chauliodus Sloanii*, uova di *Lepidopus caudatus* e di *Macrurus coelorhynchus.*
**Tunicati:** 2 grandi *Doliolum Müllerii*, 2 *D. denticulatum*, 2 *D. rarum*, poche *Salpa democratica*, 4 *Oikopleura cophocerca.*
**Molluschi:** 1 *Creseis subulata*, 4 larve di *Clionopsis Krohnii.*
**Crostacei decapodi:** 30 *Sergia magnifica*, 4 *Amalopenaeus elegans*, 1 Zoea ed un ultimo stadio misidiforme di *Solenocera siphonocera.*
**Schizopodi:** 1 *Lophogaster typicus*, 2 *Gastrosaccus Normanii*, 1 *Arachnomysis Leuckartii*, 1 *Brutomysis Vogtii*, 200 *Thysanopoda obtusifrons*, 15 *Euphausia pellucida*, 120 *Nematoscelis* sp.
**Isopodi:** 1 *Eurydice pulchra.*
**Hyperidi:** 1 grande *Eutyphis ovoides*, 1 *Hyperia schizogeneios*, 2 *Euprimno macropus.*
**Copepodi:** Varii *Calanus gracilis*, molti *Hemicalanus longicornis*, varii *Eucalanus elongatus*, molte *Euchaeta acuta* e *marina*, molte *Euchirella messinensis*, varie *Temora stylifera*, pochi *Monops regalis*, pochi *Corycaeus obtusus*, 3 *Euchaeta spinosa* ♂, poche *Mecynocera Clausii*, varie *Leuckartia flavicornis*, *Candace* sp., poche *Phaënna spinifera* e molti altri.
**Ostracodi:** Molte *Conchoecia spinirostris*, poche *C. magna*, 2 *C. procera*, 4 *C. rotundata* e 3 *C. Clausii.*

Digitized by Google

**Anellidi:** 1 grande *Tomopteris euchaeta*, 4 *T. Kefersteinii*, 1 *Lopadorhynchus brevis*, 1 *L. Krohnii*, 4 *Sagitella Kowalewskyi*.

**Chetognati:** 25 *Sagitta lyra*, poche *S. enflata*, alcune *S. serratodentata*.

**Idromeduse:** 3 *Diphyes Sieboldii*, pezzi di *Hippopodius luteus*, varii grandi *Rhopalonema velatum*.

**Antozoi:** 2 larve di Actinia.

**Protozoi:** Varie *Aulacantha scolymantha*, 1 *Thalassicolla pelagica*, 2 *Collozoum inerme*, 6 *Globigerina* e 4 *Orbulina universa*.

---

Retata 49 del 19 Aprile. Grande Bertovello. Dalle ore 10 e 25 alle 11 e 20 a. m. Cavo filato 1500 metri. A 3 chilometri da punta Campanella. Direzione: S. E.

**Pesci:** 4 *Cyclothone microdon*, 1 *Chauliodus Sloanii*, varie uova di Teleostei.

**Tunicati:** 1 *Doliolum Müllerii*.

**Crostacei decapodi:** 6 *Sergia magnifica*, un ultimo stadio misidiforme di *Solenocera siphonocera*, 1 Megalopa di *Stenorhynchus phalangium*.

**Schizopodi:** 35 *Thysanopoda obtusifrons*, 5 *Euphausia gibba*, 1 *Nyctiphanes norvegica*, 25 *Nematoscelis* sp., 1 *Stylocheiron mastigophorum*.

**Isopodi:** 2 *Branchiophryxus nyctiphanae*, 1 *B.* n. sp.

**Hyperidi:** Varie giovani *Phronima sedentaria*, 1 giovane *Scina cornigera*, 1 *Phronimopsis spinifera*, 1 *Phrosine semilunata*.

**Copepodi:** 3 *Euchaeta spinosa* ♀, 4 idem ♂; grande quantità di *Eucalanus elongatus* (200), varii *Hemicalanus longicornis*, poche *Euchirella messinensis*, diverse *Euchaeta acuta*, varie *Temora stylifera*, pochi *Corycaeus rostratus*, varie *Oncea mediterranea*, varie *Oithona nana*, 1 *Caligus* sp.

**Ostracodi:** Varie *Conchoecia spinirostris*, alcune *C. procera*, 3 *C. magna* e varie *C. Clausii*.

**Gefirei:** 1 Trochosphaera di Sipunculide.

**Anellidi:** Alcuni pezzi di *Alciopa Cantrainii*, pezzi di *Asterope candida*, 1 grande *Sagitella Kowalewskyi*, pezzi di *Phalacrophorus pictus*, 1 *Pedinosoma curtum*, 20 *Tomopteris Kefersteinii*, 1 giovane Terebellide.

Digitized by Google

**Chetognati:** Varie *Sagitta lyra*, poche *S. serratodentata*, alcune *S. bipunctata*.

**Idromeduse:** 2 *Abyla pentagona*, varie *Diphyes Sieboldii*, campane di *Hippopodius luteus*, varie *Monophyes* sp., 1 *Aglaura hemistoma*, varii grandi *Rhopalonema velatum*.

**Ctenofori:** Alcune *Euchlora rubra*.

**Protozoi:** Varie *Aulacantha scolymantha*, 1 piccola *Thalassicolla pelagica*, varii *Coelodendrum gracillimum*, varie *Spongiosphaera streptacantha*, varie *Globigerina* sp., 4 *Orbulina universa*.

---

Retata 50 del 26 Aprile. Grande Bertovello. Dalle ore 9 e 35 alle 10 e 25 a. m. Cavo filato 1500 metri. A circa $3^1/_2$ chilometri da punta Carena. Direzione: O. S. O.

**Pesci:** 4 *Cyclothone microdon*, varie uova di *Macrurus coelorhynchus*.

**Tunicati:** 1 giovane *Pyrosoma atlanticum*, 1 *Salpa fusiformis* solitaria, varie giovani *Oikopleura cophocerca*.

**Molluschi:** 1 *Oxygyrus Keraudreinii* (giovane), 2 *Hyalea tridentata* (giovani), 1 larva di *Pneumodermon mediterraneum*, molte larve di *Clionopsis Krohnii*.

**Crostacei decapodi:** 1 *Pasiphaea sivado*, 1 *Diaphoropus* (larva misidiforme di *Alpheus*), 1 *Oodeopus* sp., 5 *Sergia magnifica*.

**Schizopodi:** 1 *Nyctiphanes norvegica*, 12 *Thysanopoda obtusifrons*, 600 *Euphausia pellucida* (adulti), 8 *E. gibba*, 70 *Nematoscelis* sp., 3 *Stylocheiron mastigophorum*, varie Zoea e Metazoea di *Euphausia*.

**Isopodi:** 1 *Heterophryxus appendiculatus*.

**Hyperidi:** 1 *Scina marginata*, 3 *Hyperia schizogeneios*, 1 *Streetsia Stebbingii*.

**Ostracodi:** Varie *Conchoecia spinirostris* e *C. Clausii*.

**Copepodi:** 3 *Copilia vitrea* ♂, moltissimi *Eucalanus elongatus*, 2 *Euchaeta spinosa* ♂ ♀, varie *Euchirella messinensis*, varie *Temora stylifera*, varie *Oncea mediterranea*, alcune *Oithona plumifera*, *Calanus gracilis*, molti *Pleuromma*, molte *Euchaeta acuta*, varii *Hemicalanus longicornis* e varii altri.

**Cirripedi:** Un Nauplius di Cirripedi anomali.

**Anellidi:** 1 *Haliplanes isochaeta*, 2 *Sagitella Kowalewskyi*, 1 *Calli-*

Digitized by Google

*zona lepidota* var. *Krohnii*, varie *Tomopteris Kefersteinii*, 1 *Phalacrophorus pictus*.

**Chetognati:** 18 *Sagitta lyra*, varie *S. serratodentata*, *S. enflata* e molte *S. bipunctata*.

**Idromeduse:** 3 *Abyla pentagona*, varie *Diphyes Sieboldii*, campane di *Hippopodius luteus*, campane di *Agalma Sarsii*, varie *Monophyes*, 1 larva lunga 1 mm. di *Velella spirans*, 1 *Tetraplatia volitans*.

**Protozoi:** Varie *Aulacantha scolymantha*, varie *Globigerina* sp. e varie *Orbulina universa*.

---

**Retata 53 del 26 Aprile. Grande Bertovello. Dalle ore 9 e 55 alle 11 a. m. Cavo filato 1500 metri. A circa $3^1/_2$ chilometri da Punta Carena. Direzione: S.**

**Pesci:** 7 *Cyclothone microdon*, 1 *Scopelus Rissoi*, 1 *Chauliodus Sloanii*.

**Tunicati:** 1 *Salpa bicaudata* catenata, varie *S. democratica*, 1 *Pyrosoma atlanticum*, 2 *Doliolum Müllerii*, 1 *D. denticulatum*, poche *Oikopleura cophocerca*.

**Molluschi:** 1 *Cleodora pyramidata*, 1 *Hyalocylis striata*, 2 *Creseis conica*, 1 *Clionopsis Krohnii* (giovane).

**Crostacei decapodi:** 17 *Amalopenaeus elegans*, 2 *Sergia magnifica*.

**Schizopodi:** 3 *Euphausia pellucida*, 6 *E. gibba*, 20 *Thysanopoda obtusifrons*, 17 *Nematoscelis* sp., 2 *Stylocheiron mastigophorum*, varie forme giovani di *Euphausia*.

**Hyperidi:** 2 *Phrosine semilunata*, 2 *Scina cornigera*, 1 *S. Rattrayi*, 1 *Hyperia* sp., 3 *Hyperioides longipes*, 1 *Phronimopsis spinifera*, 3 *Phronima atlantica*, 4 *Euprimno macropus*, 2 *Eupronoë minuta*.

**Copepodi:** Molti *Eucalanus elongatus*, varii *Hemicalanus longicornis*, molte *Euchaeta acuta*, 3 *E. spinosa*, varie *Euchirella messinensis*, 1 *Copilia vitrea* ♂, 2 *C. denticulata* ♀, varie *Oithona nana*, varie *Temora stylifera*, alcuni *Pleuromma* sp., diversi *Corycaeus* sp. e varii altri.

**Ostracodi:** Varie *Conchoecia spinirostris*, 3 *C. magna*, poche *C. Clausii*.

**Anellidi:** 1 *Asterope candida*, 1 *Callizonella lepidota* var. *Krohnii*, 2 *Tomopteris euchaeta*, varie *T. Kefersteinii*, 1 *Sagitella Kowalewskyi*, 1 *Typhloscolex Müllerii*.

Digitized by Google

**Chetognati:** 1 *Sagitta magna*, 14 *S. lyra*, alcune *S. serratodentata*, 2 *S. enflata*, poche *S. bipunctata*.

**Idromeduse:** 4 *Diphyes Sieboldii*, 1 grande *Eucope affinis*, 4 grandi *Rhopalonema velatum*, 1 larva lunga 1 mm. di *Velella spirans*.

**Protozoi:** Pochi *Coelodendrum gracillimum*, varie *Aulacantha scolymantha*, varie *Globigerina* sp. e poche *Orbulina universa*.

---

Retata 54a del 27 Aprile. Grande Bertovello. Dalle ore 3 e 35 alle 4 e 30 p. m. Cavo filato 1500 metri. A circa 5 chilometri da Punta Carena. Direzione: S.

**Pesci:** 24 *Cyclothone microdon*, 2 *Scopelus crocodilus*.

**Tunicati:** 6 *Salpa fusiformis* (1 solitaria e 5 catenate), 2 *Doliolum Müllerii*, poche *Oikopleura cophocerca*.

**Molluschi:** 1 *Hyalocylis striata*.

**Crostacei decapodi:** 10 *Amalopenaeus elegans*, 1 giovane *Penaeus membranaceus*.

**Schizopodi:** 2 *Euphausia gibba*, 14 *Thysanopoda obtusifrons*, 9 *Nematoscelis* sp., 2 *Stylocheiron mastigophorum*, diversi stadii giovani di *Euphausia pellucida*.

**Hyperidi:** Varie *Phrosine semilunata*, 1 *Scina cornigera*, 1 *Vibilia armata*, 1 *Phronima sedentaria*, 1 *P. atlantica*, 1 *Euprimno macropus*, 1 *Tamyris mediterranea*.

**Copepodi:** Molti *Eucalanus elongatus*, varii *Hemicalanus longicornis*, 3 *H. mucronatus*, 1 *Euchaeta spinosa* ♂, molte *E. acuta*, 6 *Euchirella messinensis*, varie *Temora stylifera*, 2 *Copilia vitrea* ♀, varie *Pleuromma*, 1 *Sapphirina vorax* ♀.

**Ostracodi:** 2 *Conchoecia magna*, alcune *C. spinirostris* e *C. procera*, varie *C. Clausii*.

**Anellidi:** 4 *Alciopa Cantrainii*, 1 *Vanadis formosa*, 1 *Callizonella lepidota* var. *Krohnii*, 1 *Sagitella Kowalewskyi*, 4 *Jospilus phalacroides*.

**Chetognati:** 20 *Sagitta lyra*, varie *S. serratodentata*, poche *S. enflata*, molte *S. bipunctata*.

**Enteropneusti:** 1 *Tornaria Krohnii*.

**Celenterati:** Varie campane di *Hippopodius luteus*, varie *Diphyes Sieboldii*, molte *Monophyes* sp., un tronco di *Halistemma tergestinum*, 1 *Aegineta flavescens*, varii grandi *Rhopalonema velatum*, alcune larve di Actinidae.

Digitized by Google

**Protozoi:** Varie *Aulacantha scolymantha*, alcune *Aulosphaera* sp., varii *Coelodendrum gracillimum*, 2 *Thalassicolla pelagica*, varie *Orbulina universa*.

Retata 54b del 27 Aprile. Grande rete conica. Dalle ore 3 e 35 alle 4 e 30 p. m. Cavo filato 700 metri. Circa 5 chilometri da Punta Carena. Direzione: S.

**Tunicati:** 2 *Doliolum Müllerii*, 2 *D. denticulatum*, varie *Oikopleura cophocerca*.

**Molluschi:** 1 *Pterotrachea mutica*, varie larve di *Spirialis rostralis*.

**Schizopodi:** Varii giovani di *Euphausia pellucida*.

**Hyperidi:** 1 *Phronimopsis spinifera*.

**Copepodi:** Varii *Pleuromma* sp., moltissimi *Hemicalanus longicornis*, diverse *Oncea mediterranea*, varie *Euchaeta acuta*, varie *E. marina*, 1 *Eucalanus elongatus*, varii *Corycaeus* sp. e altre specie.

**Ostracodi:** Alcune *Conchoecia spinirostris* e varie *C. Clausii*.

**Chetognati:** 1 grande *Sagitta magna*, 27 *S. lyra*, varie *S. enflata*, poche *S. serratodentata*, molte *S. bipunctata*.

**Idromeduse:** Varii pezzi di *Apolemia uvaria*, 8 *Diphyes Sieboldii*, varii grossi *Rhopalonema velatum*.

**Protozoi:** Varie *Aulacantha scolymantha*, alcuni *Coelodendrum gracillimum* e pochi *C. ramosissimum*.

---

Retata 55 del 28 Aprile. Grande Bertovello. Dalle ore 10 e 50 alle 11 e 50 a. m. Cavo filato 1500 metri. Circa 12 chilometri da Punta Vitareta. Direzione: O. S. O.

**Pesci:** 39 *Cyclothone microdon*.

**Tunicati:** Moltissime *Salpa fusiformis* (100) catenate e solitarie, alcune *Salpa confoederata* catenate, 1 grande *Pyrosoma atlanticum*, poche *Oikopleura cophocerca*.

**Molluschi:** 2 *Pterotrachea mutica*, 2 *Hyalocylis striata*, alcune larve di *Clionopsis Krohnii*, alcune *Cresis conica*.

**Crostacei decapodi:** 4 piccole *Sergia magnifica*.

**Schizopodi:** 12 *Euphausia pellucida*, 20 *E. gibba*, 32 *Thysanopoda obtusifrons*, 4 *Nematoscelis* sp., 2 *Stylocheiron mastigophorum*.

**Isopodi:** Varii *Micronisous* sp.

**Hyperidi:** 2 *Hyperia promontorii*, 1 *H. Lucasii*, 3 *Phronimopsis*

Digitized by Google

*spinifera*, 2 *Euprimnomacropus*, 4 *Phrosine semilunata*, 1 *Parascelis* sp., 1 *Lycea robusta*.

**Copepodi:** Pochissimi *Eucalanus elongatus*, varii *Hemicalanus longicornis*, molte *Euchaeta acuta*, varii *Temora stylifera*, alcuni *Corycaeus* sp., molti *Pleuromma* sp., alcune *Euchirella messinensis*, e molti ancora.

**Ostracodi:** Varie *Conchoecia spinirostris* e varie *C. Clausii*.

**Anellidi:** 1 *Vanadis formosa*, 1 *V. cristallina*, 1 *Nectochaeta Grimaldii*, 1 piccola *Tomopteris euchaeta*, varie *T. Kefersteinii*, 3 *Sagitella Kowalewskyi*, alcuni pezzi di *Asterope candida*, 1 *Lopadorhynchus brevis*.

**Chetognati:** 8 *Sagitta lyra*, alcune *S. serratodentata* e varie *S. bipunctata*.

**Celenterati:** 7 *Abyla pentagona*, varie campane di *Hippopodius luteus*, 4 *Diphyes Sieboldii*, 1 larva di Actinide.

**Protozoi:** Varie *Aulacantha scolymantha*, alcune *Globigerina*.

---

Retata 56 del 30 Aprile. Grande Bertovello. Dalle ore 7 e 45 alle 8 e 45 a. m. Cavo filato 500 metri. A circa 16 chilometri dalla Punta Campanella. Direzione: E. N. E.

**Tunicati:** 2 *Salpa punctata* catenata, poche *Oikopleura cophocerca*, alcune *O. longicauda*.

**Molluschi:** 1 giovane *Sepiola Rondeletii*, 1 *Pneumodermon mediterraneum*, molte *Spirialis rostralis*.

**Schizopodi:** 5 giovani *Euphausia pellucida*, 4 giovani *E. gibba*, 4 *Nematoscelis* sp., 2 *Stylocheiron mastigophorum*.

**Hyperidi:** 1 grande *Phronima sedentaria*, 1 *Hyperia Luzonii*, 1 *Hyperioides longipes*, 1 *Euprimno macropus*, 1 *Phrosine semilunata*.

**Copepodi:** Molte *Euchaeta acuta*, varii *Hemicalanus longicornis*, 1 *Copilia vitrea* ♀, varii *Pleuromma* sp., alcune *Temora stylifera* e molti altri Copepodi.

**Ostracodi:** Poche e giovani *Conchoecia spinirostris* e alcune *C. Clausii*.

**Anellidi:** 2 giovani *Tomopteris euchaeta*, varie *T. Kefersteinii*.

**Gefirei:** Una larva di un Sipunculide.

**Chetognati:** 30 *Sagitta lyra*, poche *S. serratodentata*, alcune *S. bipunctata*.

**Idromeduse:** 24 *Diphyes Sieboldii*, varie campane di *Hippopodius luteus*, 1 *Abyla pentagona*, alcuni *Rhopalonema velatum*.



Digitized by Google

**Protozoi:** Poche *Aulacantha scolymantha* e poche *Orbulina universa.*

---

Retata 57 del 30 Aprile. Grande Bertovello. Dalle ore 9 e 15 alle 10 e 15 a. m. Cavo filato 500 metri. A circa 16 chilometri dalla Punta Campanella. Direzione: E. N. E.

Questa retata è una continuazione della retata Nr. 56.

**Pesci:** 1 stadio di Vexillifer del *Fierasfer acus*, varie uova di Teleostei.

**Tunicati:** 2 grandi *Doliolum Müllerii*, 1 *D. denticulatum.*

**Molluschi:** 1 grande *Pterotrachea coronata*, 1 *Hyalocylis striata*, 1 *Pneumodermon mediterraneum*, 1 giovane *Sepiola Rondeletii.*

**Schizopodi:** 1 *Arachnomysis Leuckartii* ♂, 6 grossi *Stylocheiron mastigophorum* e due piccoli.

**Hyperidi:** 2 *Scina Rattrayi*, 1 *Hyperia schizogeneios*, 4 *Hyperioides longipes*, 1 *Phronimopsis spinifera*, 3 *Phronima sedentaria*, 3 *Euprimno macropus*, 3 *Phrosine semilunata*, 1 *Eutyphis ovoides*, 1 *Parascelis* sp., 1 *Eupronoë* sp., 1 *Tamyris mediterranea.*

**Copepodi:** Alcune *Euchaeta acuta*, poche *Copilia vitrea* ♀, molti *Pleuromma* sp., 4 *Eucalanus elongatus*, alcuni *Hemicalanus longicornis*, varii *Corycaeus* sp. e diverse altre specie.

**Ostracodi:** Varie *Conchoecia spinirostris*, molte *C. Clausii.*

**Anellidi:** 1 grande *Vanadis formosa* ed alcune piccole, 1 *Sagitella Kowalewskyi*, molte *Tomopteris Keferstenii*, 1 *Lopadorhynchus brevis.*

**Chetognati:** 2 *Sagitta magna*, alcune *S. lyra*, diverse *S. serratodentata*, poche *S. enflata* e molte *S. bipunctata.*

**Echinodermi:** 1 Auricularia di *Synapta.*

**Celenterati:** Moltissimi *Diphyes Sieboldii*, varii pezzi di *Apolemia uvaria*, molti *Rhopalonema velatum*, 1 piccola larva di Actinide.

**Protozoi:** Alcune *Aulacantha scolymantha*, varii *Sphaerozoum punctatum*, pochi *Coelodendrum gracillimum*, 2 *Globigerina.*

---

Retata 58 del 30 Aprile. Grande Bertovello. Dalle ore 10 e 5 alle 11 e 30 a. m. Cavo filato 1500 metri. A circa $16^1/_2$ chilometri dalla Punta Campanella. Direzione: O. S. O.

Digitized by Google

Il Grande Bertovello in questa retata tocca il fondo e giunge a bordo completamente pieno di fango.

**Molluschi:** 3 *Syndesmia alba*, 2 conchiglie di *Cleodora pyramidata* e due conchiglie di *Atlanta Peronii.*

**Crostacei decapodi:** 1 *Geryon tridens.*

**Isopodi:** 2 *Apseudes grossimanus.*

**Amphipodi:** 1 *Rhachotropis Grimaldii.*

**Anellidi:** 1 *Terebellides Stroemii*, 2 *Lumbriconereis* sp., 1 *Glycera* sp. ed altri che non è stato possibile identificarli.

**Gefirei:** 5 *Ochnesoma Steenstrupii*, 1 *Echiurus* sp.

**Echinodermi:** 1 giovane *Ankyroderma musculus*, 2 giovani Spatangoidi.

**Protozoi:** 2 *Biloculina sphaera.*

## Elenco generale degli animali raccolti.

### Pesci.

***Teleostei.*** *Leptocephalus brevirostris.* Un esemplare, arrivato alla superficie in perfetto stato, fu pescato il 2 Aprile con la retata 38. Del tutto trasparente, misura in lunghezza 70 mm. ed ha la massima larghezza di mm. 13. La coda è assai simile a quella delle piccole Anguille di montata, ed i denti larvali sono ancora assai visibili; l'intestino, ripieno di sostanze alimentari, presenta a pochi m. m. dall'apertura anale un piccolo rigonfiamento a guisa di ernia, lungo circa 3 mm. e largo solamente 2, anch' esso completamente ripieno di sostanze alimentari. Di queste non fu possibile constatare con sicurezza la natura, essendo di già quasi del tutto digerite, ma con ogni probabilità esse erano formate da piccoli animali trasparenti.

Questo esemplare fu catturato con una piccola retina conica aperta, con l'apertura anteriore larga 54 cm., e con quella posteriore del diametro di 15 cm.; il sacco era lungo 90 cm. e costruito con tela ordinaria, foderata internamente con seta da buratto. All' estremità posteriore vi era legato un boccale di vetro ordinario. Questa piccola rete pescò a circa 9 chilometri dalla Punta della Campanella in direzione E. N. E., dove si trova una profondità di circa 1000 metri. Per questa retata furono filati 500 metri di cavo d'acciaio, sicchè si può calcolare che la retina raggiunse non meno di 400 metri di profondità.

Che un *Leptocephalus brevirostris* sia stato catturato con un simile apparecchio, senza dubbio devesi ascrivere ad un vero caso, quando



Digitized by Google

si pensa alla sua grande agilità, con la quale avrebbe potuto facilmente sfuggire all' appressarsi della retina.

Come si sa dai lavori di GRASSI & CALANDRUCCIO[1], il *Leptocephalus brevirostris* è la larva dell' *Anguilla vulgaris* Flem. Esso fu descritto la prima volta a Messina, dove, spinto dalle fortissime correnti dello Stretto, dalle profondità ov' esso vive, risale alla superficie, e dallo Scirocco vien portato sulla spiaggia del Faro.

I sopraccennati autori l'hanno trovato pure in gran numero nell'intestino dell' *Orthagoriscus mola L.*, che quasi certamente è anche esso un animale abissale. Di questo *Leptocephalus* sono stati pescati parecchi esemplari anche a Catania, ed uno ne fu trovato dal personale della Stazione Zoologica, in una pesca di superficie, tra varie forme di Meduse, Sifonofori e Tunicati. Anche lo Challenger nelle sue lunghe crociere ne raccolse un esemplare.

L'esemplare in esame essendo stato catturato con una rete aperta, non è possibile stabilire con certezza la profondità in cui esso fu pescato, ma la grande distanza dalla terra, e specialmente la profondità del mare dove esso fu rinvenuto, valgono a dimostrare ancora una volta che il ciclo larvale dell' *Anguilla* d'acqua dolce si compie in mare, in condizioni molto diverse da quelle che presentano i laghi ed i fiumi. Il rinvenimento al largo di questa larva ha molto valore, specialmente ora che molti ancora muovono delle obiezioni al fatto dello sviluppo e metamorfosi dell' *Anguilla* nel mare. Alle quali ha dato luogo l'osservazione che, specialmente al Nord, le Anguille si trovano quasi dapertutto, mentre le larve di un pesce tanto comune non si sono mai trovate. Del resto il fatto dello sviluppo in mare delle Anguille del Nord sarà facilmente dimostrato, ora che anche in quei paraggi si sono decisi a ricercare nel mare con appositi galleggianti le larve delle Anguille.

*Scopelus Rissoi* Cocco. È la prima volta che questo Scopelide si pesca nei pressi del golfo di Napoli, essendo stato fin' ora trovato solo a Messina ed a Nizza.

Un esemplare lungo 18 mm. ed un altro lungo 20 mm. furono presi con la retata 43, ed un terzo, lungo pure 20 mm., con quella Nr. 53. Essi provengono da retate per le quali si sono filati 1500 metri di cavo d'acciaio, e per conseguenza pescati almeno oltre i 1000 metri di profondità. Tutti e tre gli esemplari arrivarono morti alla superficie.

[1] GRASSI & CALANDRUCCIO, Riproduzione e metamorfosi dell' *Anguilla*. in: Giorn. Ital. Pesca Acquicultura No. 7 e 8, Roma 1897.

Digitized by Google

*Scopelus crocodilus* Risso. 2 esemplari lunghi 20 mm. nella retata 54 a. Anche questa specie viene dalla medesima profondità di quella precedente. Anch' essa è nuova per i pressi del Golfo, essendo solo nota di Messina, di Nizza e di Genova.

*Cyclothone microdon* Gthr. Questa specie, a giudicare dal numero di esemplari trovati, dev' essere assai comune nelle profondità del Mediterraneo. Se ne sono pescati 3 esemplari con la retata 40, 80 esemplari con quella 43, 4 con la 50, 7 con la 53, 24 con la 54 a, e 39 infine con quella 55; in tutto 157 esemplari. Ogni volta che si sono filati 1500 metri di cavo, si sono sempre catturati degli esemplari di questo Scopelide, ed una sola volta quando se ne sono filati 1000 metri; invece quando si sono filati solo 500 metri, non se ne è pescato alcuno. Finora non era stato mai rinvenuto in tutte le numerose pesche fatte nel Golfo, a poche centinaia di metri di profondità.

Il Giglioli[1] nell' elenco provvisorio delle specie pescate col Washington parla spesso di un giovane *Gonostoma*, che io credo possa essere proprio il *Cyclothone microdon*. Ne furono raccolti con delle reticelle di tulle, che si attaccavano a diversa distanza dalla draga di fondo e che pescavano mentre questa veniva tirata su. Anche nel materiale spinto dallo Scirocco sulla spiaggia del Faro a Messina e raccolto in inverno, ho trovato degli esemplari del *Cyclothone microdon*.

Il Chun, tra gli animali pescati in profondità nel golfo di Napoli ed adiacenze[2], dice che ha trovato un gran numero di forme larvali di pesci, ma non cita questa specie, che senza dubbio è una delle più frequenti, nè parla di nessuna altra forma di Scopelidi.

Gli esemplari raccolti hanno la lunghezza di 20—30 mm., sono trasparenti, e solo la cavità del loro corpo conserva un colore nerastro. La massima lunghezza del *Cyclothone* è di 30 mm., raggiunta la quale esso subisce una specie d'impiccolimento e ritorna ad una lunghezza di circa 20 mm. Durante questa riduzione il pesciolino perde la sua trasparenza e va covrendosi a poco a poco di un pigmento bruno castagno, persistendo la colorazione nera della cavità del corpo. Gli esemplari pescati con la retata 54 a mostrano con ogni evidenza tutti gli stadii di passaggio, dalla forma trasparente, a

[1] E. H. Giglioli, Lo scoperta di una fauna abissale nel Mediterraneo. in: Atti 3. Congresso Geogr. Internaz. Roma 1881.

[2] C. Chun, Die pelagische Thierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. in: Bibl. Z. 1. Heft 1887.

Digitized by Google

quella completamente pigmentata. Il raccorciamento del corpo delle larve, quando esse si trasformano in adulti, è un fatto assai diffuso nella metamorfosi dei Teleostei, ed il GRASSI & CALANDRUCCIO, oper. cit., l'hanno dimostrato completamente nella metamorfosi del *Leptocephalus brevirostris* in piccola *Anguilla*.

Tutta l'apparenza esteriore del *C. microdon*, la sua trasparenza, e le sue piccole dimensioni (lunghezza massima di circa 30 mm.) mi fanno sospettare che esso sia un giovane del *Gonostoma denudatum*, sospetto diviso un po' pure dal COLLETT[1], il quale ha studiato gli esemplari di *Cyclothone* raccolti dal principe di Monaco nell' Atlantico. Se si osservano i caratteri differenziali che GOODE & BEAN[2] danno per distinguere il genere *Cyclothone*, da essi fondato nel 1883, dal genere *Gonostoma*, le affinità si mostrano evidenti, e quello più importante, quale l'esistenza delle squame nel *Gonostoma* e la mancanza di esse nel *Cyclothone*, si rileva semplicemente come dovuto a differenza di età, perchè, come è stato già costatato nello sviluppo di molte forme di Teleostei, le squame appariscono solo negli stadii molto avanzati.

Anche l'altro carattere differenziale, cioè la mancanza della pinna adiposa nel *Cyclothone*, mentre essa esiste nel *Gonostoma*, perde di valore quando si considera che i medesimi autori nel riassumere i caratteri del primo genere scrivono: »Adipose fin sometimes present«, e riconoscono una pinna adiposa assai appariscente anche nel *Cyclothone bathyphila*, come si ricava dal disegno che danno di questa specie. Nè maggior valore ha la caratteristica dei minutissimi denti vomerini nel *Cyclothone*, che mancano nel *Gonostoma*, perchè questi, come succede nella metamorfosi dei Leptocefali, possono rappresentare un carattere larvale e sparire nella forma adulta.

Io ho iniziati dei confronti tra i due generi, paragonando il numero dei raggi delle pinne e la posizione delle macchie splendenti, confronti che non ho potuto proseguire, mancando del materiale opportuno, non avendo a mia disposizione degli stadii più avanzati di *Cyclothone*, o più giovani di *Gonostoma*. Da tali confronti in massima si hanno degli argomenti molto favorevoli all' identità dei due generi. È da augurarsi che chi si trovi in condizione favorevole, voglia trattare a fondo l'argomento, non privo d'importanza, e decidere definitivamente la questione ancora aperta.

---

[1] R. COLLETT, Le genre *Cyclothone*. in: Bull. Soc. Z. France 21. Vol. 1896

[2] GOODE & BEAN, Oceanic Ichthyology. Washington 1895.

Digitized by Google

Tutti gli esemplari pescati giunsero alla superficie sempre morti ed in assai cattive condizioni. Specialmente le pinne erano molto sciupate e la pelle si staccava con grande facilità.

Il *C. microdon* è stato pescato dal Challenger nell' Atlantico e nel Pacifico fino alla profondità di 5278 metri, sicchè è da considerarsi come forma tipica abissale.

Insieme ai numerosi *Cyclothone* pescati con la retata 43, trovai una piccola forma larvale lunga 9 mm. appartenente ad uno Scopelide. Ha l'occhio di forma ovale assai spiccata e due gruppi di macchie splendenti, una sotto la mascella inferiore, l'altra sotto il ventre. La bocca e grandissima e sprovvista di denti, e le pinne embrionali incominciano ad abbozzare la dorsale e l'anale.

Specialmente per la grandezza della bocca, ed anche per la posizione dell' abbozzo delle pinne dorsali e anali, non sarebbe escluso che questa larva possa essere uno stadio molto giovane di *Cyclothone*.

*Chauliodus Sloanii* Bl. Schn. 3 giovani esemplari, uno dalla retata 43 lungo 33 mm., un altro dalla 49 lungo 30 mm., ed un terzo dalla 53 lungo 25 mm.

Tutti e tre provengono da pescate per le quali si sono filati 1500 metri di corda metallica, e non se ne sono mai trovati nelle retate fatte a minor profondità. Già in questo stadio hanno tutti i caratteri degli adulti, compreso il primo raggio della dorsale assai allungato, e solo la colorazione del corpo è di un grigio pallido, mentre ordinariamente nell' adulto essa è più oscura. Come tutti gli altri Scopelidi, anche questi tre esemplari giunsero morti alla superficie, ma ancora in ottime condizioni.

L'adulto di questa specie è stato pescato in diversi punti del Mediterraneo, e specialmente a Messina, ma finora non è stato mai trovato in vicinanza del golfo di Napoli. Il rinvenimento di questi giovani dà la certezza che questa specie viva anche nel golfo di Napoli.

Uova di *Lepidopus caudatus* Euphr. Con la retata 43 vennero pescate delle uova di questa specie descritte dal RAFFAELE[1] e che si trovano ordinariamente pelagiche nel Golfo da Giugno fino a Dicembre.

---

[1] F. RAFFAELE, Le uova gallegianti e le larve dei Teleostei nel Golfo di Napoli. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 8. Bd. 1888 pag. 1—84.

Digitized by Google

Uova di *Macrurus coelorhynchus* Risso. Vennero trovate nelle retate 43 e 50. Sono trasparenti e caratteristiche per la loro capsula molto spessa, rivestita esternamente da tubercoletti triedri, risultanti dall' incontro di faccette esagonali concave. Queste uova, descritte dal RAFFAELE, si trovano nel Golfo ordinariamente nella pesca pelagica dall' Ottobre fino all' Aprile, alla profondità di oltre i 50 metri.

*Fierasfer acus* Brünn. Uno stadio di Vexillifer della lunghezza di 55 mm. fu pescato con la retata 57. Molto raramente in Febbraio ne furono trovati degli esemplari simili natanti alla superficie del Golfo.

Molte altre uova nonchè piccole larve di Teleostei furono trovate in quasi tutte le retate e specialmente in quelle 38, 40, 49, 56 e 57, ma la loro determinazione non è stata possibile.

## Tunicati.

***Appendicularie.*** La comunissima *Oikopleura cophocerca* Fol fu trovata in quasi tutte le retate, ma sempre in piccolo numero ed in esemplari giovani. Questo fatto non coincide con ciò che ordinariamente succede nel Golfo, ove spessissimo, pescando al disotto di 50 metri dalla superficie, si è sicuri di raccogliere molti e grandi individui di questa specie. Nei mesi d'inverno e di primavera essa è frequente nel Plankton superficiale.

*Oikopleura longicauda* Vogt. Pochi esemplari nelle retate 38 41 e 56.

Va osservato che durante tutto il periodo che la Maia ha pescato nelle adiacenze di Capri, le Appendicularie si mostrarono assai raramente. Lo *Stegosoma pellucidum* Chun ed il *Megalocercus abyssorum* Chun, che sono forme piuttosto di grandi dimensioni, non furono trovate in nessuna delle retate fatte, mentre specialmente la prima non è rara al disotto dei 50 metri di profondità, dove si è pescata sovente dal personale della Stazione Zoologica.

***Pyrosomidi.*** Un grosso individuo di *Pyrosoma atlanticum* venne pescato con la retata 55; due giovani colonie della medesima specie, formate da solo 4 individui, si raccolsero nelle retate 50 e 53.

Sovente da Gennaio a Giugno, e da Settembre a Ottobre, ho trovato al disotto di 50 metri di profondità, colonie formate da pochi individui. Il CHUN ne ha pescato fino a 1200 metri di profondità.

Digitized by Google

***Doliolidi.*** *Doliolum Müllerii* Krohn. Di questa specie furono pescate: 1 esemplare di media grandezza nella 38, 2 giovani nella 39a, 2 grandi nella 43, 1 piccolo nella 49, 2 giovani nella 53 e 2 altri nella 54b. Nel medesimo mese di Aprile furono pescati, natanti alla superficie, 2 grossi esemplari che portavano un lungo stolone prolifero carico di gemme in diversi stadii di sviluppo.

*Doliolum denticulatum* Qu. Gaim. Pochi e giovani esemplari furono rinvenuti con le retate 38, 40b, 41, 43, 53, 54b e 57. Questa specie è molto comune, tanto nelle acque superficiali, che in quelle profonde.

*Doliolum rarum* Grobben. 2 soli esemplari furono trovati nella retata 43. Esso si trova per lo più assai raramente.

***Salpidi.*** *Salpa mucronata* Forsk. Fu pescata in pochi esemplari, nella forma solitaria ed in quella aggregata, nelle retate 43 e 53. Questa specie sovente è abbondantissima tanto alla superficie che nelle profondità.

*Salpa fusiformis* Cuv. Si pescarono: 1 forma solitaria nella retata 50, 6 solitarie e 5 catenate nella 54a, moltissime catenate (circa 100) nella 55, poche solitarie nella 56a. Questa specie si trova ordinariamente d'estate oltre i 50 metri di profondità, mentre negli altri mesi dell' anno si pesca sovente alla superficie.

*Salpa confoederata* Forsk. Nella retata 53 1 individuo catenato, ed alcuni anche catenati nella 55.

*Salpa punctata* Forsk. 2 esemplari di forma catenata con la retata 56. Sovente, come le altre specie, si trova pure alla superficie.

## Molluschi.

***Cefalopodi.*** 2 giovani *Sepiola Rondeletii* Fér. Orb. rinvenuti nelle retate 56 e 57. Sembra che i giovani di questa forma bentonica fino ad una certa grandezza e prima di raggiungere lo stato adulto vivono pelagici, a simiglianza di ciò che è stato osservato nell' *Octopus* e nell' *Eledone.*

***Eteropodi.*** *Pterotrachea coronata* Forsk. Un grande esemplare lungo 35 centimetri nella retata 57. Nei mesi invernali talvolta questa specie si trova alla costa in grandi masse.

Digitized by Google

*Pterotrachea mutica* Les. 1 individuo nella retata 38 ed un altro nella 54b, 2 piccoli esemplari nella 55. Ad eccezione dei mesi caldi, essa vien pescata alla superficie in tutto il rimanente dell' anno.

*Oxygyrus Keraudreinii* Les. 1 giovane esemplare nella retata 57. Quest' Eteropodo spesso s'incontra alla superficie e più specialmente da Marzo ad Aprile.

***Pteropodi.*** *Spirialis rostralis* Eyd. Soul. Veliger e giovani si pescarono nelle retate 38, 39, 40a, 40b, 41, 54 e 56. Essi molto probabilmente furono raccolti alla superficie, trovandosi gli stadii giovani di questa specie d'ordinario nel Plankton littorale od alla superficie.

*Creseis conica* Esch. 2 esemplari nella 41, 2 nella 53 e diversi nella 55.

*Hyalea tridentata* Lam. Giovani esemplari ed in piccolo numero si raccolsero nelle retate 39 e 50.

*Hyalocylis striata* Lac. Duth.
*Cleodora pyramidata* L. } 1 o 2 esemplari di queste specie si pescarono in ciascuna delle retate 53, 54a, 55 e 57.

*Cliopsis Krohnii* Tr. Se ne trovarono 4 larve nella pescata 43 e molte nella 50, poche nella 55; un giovane esemplare fu raccolto nella 53.

*Pneumodermon mediterraneum* Ben. 1 giovane nella retata 56, ed un altro nella 57; una larva si rinvenne nella 50.

## Crostacei.

***Decapodi.*** *Sergia magnifica* Chun. Il Chun pescò il 30 Settembre nelle vicinanze d'Ischia alla profondità di circa 800 metri, 3 esemplari di un Sergestide caratteristico per la straordinaria lunghezza delle antenne esterne, che descrisse col nome di *Sergestes magnificus.* Esso era lungo 38 mm. appena, mentre le antenne raggiungevano 115 mm.; aveva il corpo trasparente, e solo le parti in vicinanza dello stomaco erano colorate in rosa. Più tardi ne raccolse anche una giovane femmina nella rete a chiusura, pescando a 1200 metri. Con le poche retate fatte dalla Maia si sono catturati non meno di 47 esemplari di questo splendido Crostaceo, distribuiti

Digitized by Google

nelle seguenti retate: 30 individui con la 43, 6 con la 49, 5 con la 50, 2 con la 53, e 4 giovani con la 49. Considerando le profondità alle quali furono fatte le dette retate, si rileva che per tutte indistintamente furono filate 1500 metri di cavo d'acciaio; e tenendo conto che questa specie non è stata mai raccolta con le pescate fatte a profondità minore, vi è ragione per concludere che questa specie deve vivere a non meno di 1000 metri di profondità. La lunghezza degl' individui pescati varia dai 20 mm. ai 36 mm. di lunghezza, e tutti giunsero alla superficie con le antenne esterne aggrovigliate e staccate dal corpo. In esse vi erano impigliate Sagitte, Alciopidi e *Cyclothone*.

Come osserva l'ORTMANN, parlando dei Sergestidi della Plankton-Expedition, il *Sergestes magnificus* del CHUN differisce dal vero genere *Sergestes* per avere il 4° ed il 5° pereiopodo un po' raccorciati, con l'articolo terminale molto appiattito e di forma ovale o di lancetta; inoltre in questi piedi manca completamente il dactylus. Egli propone per questa forma il nome generico di *Sergia*; la specie del CHUN conseguentemente deve chiamarsi *Sergia magnifica* Chun. Senza alcun dubbio la *Sergia Clausii* descritta dal KÖNIG[1] sopra l'unico esemplare, per giunta anche giovane, pescato dalla Pola-Expedition, non è niente altro che la *Sergia magnifica* del CHUN, ed i caratteri differenziali che l'autore cita per la sua nuova specie esistono pure in quella del CHUN, come ho potuto io stesso controllare sugli esemplari catturati dal Maia.

Le conclusioni del KÖNIG si spiegano dal fatto che il CHUN non ha menzionati tutti i caratteri specifici della *Sergia magnifica*, avendone fatta solo una brevissima descrizione e dati dei disegni che non mettono in rilievo tutte le particolarità della sua specie.

*Pasiphaea sivado* Risso. Questa specie, conosciuta di diverse località del Mediterraneo, è stata ora, per la prima volta, pescata nelle adiacenze del golfo di Napoli. L'unico esemplare catturato è lungo 20 mm. e si trovò nella retata 50; io ritengo questa forma come abissale o batibica, non essendo stata mai pescata nel Golfo a profondità minori.

*Amalopenaeus elegans* Smith. Ogni anno dal Gennaio all' Aprile nel Plankton tanto littorale che di profondità (fino a 200 metri), si rinviene nel golfo di Napoli una serie di larve di un Peneide, che

---

[1] A. KÖNIG, Die Sergestiden des östlichen Mittelmeeres, gesammelt 1890—93. in: Denkschr. Akad. Wien 62. Bd. 1. Abth. 1895.

Digitized by Google

per il loro insieme ricordano molto quelle della *Sicyonia sculpta* M.-Edw. Questa serie di larve della quale finora non si sono rinvenute le forme più giovani naupliari, nè si conoscono le uova, s'inizia da una giovane Protozoea e si continua fino agli stadii misidiformi, dai quali mercè allevamenti si ottiene la forma giovanile, che ha tutti i caratteri specifici di questo Peneide. Questa forma giovanile, oltre ad avere il rostro caratteristico degli adulti, ha di già una sporgenza a forma di tubercolo sul peduncolo oculare, con ogni probabilità di certezza un organo luminoso, che nell' adulto rappresenta uno dei caratteri più salienti della specie, che colpiscano l'osservatore. Malgrado che le forme larvali fossero frequenti nel Golfo, per quante ricerche si siano fatte, sempre, limitando le pescate a non oltre i 300 metri (non escluse quelle fatte dal CHUN), è stato impossibile di trovare mai l'adulto od almeno la forma giovanile di questa specie. Essa pertanto fu rinvenuta dal RIGGIO [1] a Messina l'anno scorso, che ne ebbe 6 esemplari da 19—23 mm. di lunghezza, ed è stato lui il primo a segnalarne l'esistenza nel Mediterraneo.

Questo fatto — messo in relazione con quanto si osserva nello studio delle larve allevate nelle vasche, che cioè gli stadii giovanili nuotano sempre con la testa in giù e la coda in alto, agitando fortemente i pleopodi e spingendosi continuamente verso il fondo della vasca, come per approfondarsi sempre di più — mi ha indotto a pensare che questa specie sia una forma tipica abissale. E che quindi, compiuta a pochi metri di profondità tutta la serie dello sviluppo larvale fino alla trasformazione dall' ultimo stadio misidiforme, il giovane *Amalopenaeus* si approfondi per raggiungere l'habitat naturale dello adulto. Al chè dava ancora argomento il suo rinvenimento a Messina, dove senza dubbio venne trascinato alla superficie dalle forti correnti profonde. Tale induzione è stata pienamente confermata dalle pesche fatte dalla Maia, perchè in queste si sono catturati 32 esemplari fra giovani e adulti, così distribuiti: 1 esemplare adulto nella retata 42, 4 lunghi 9—11 mm. nella 43, 17 da 10—15 mm. nella 53, 6 adulti nella 54a, e 4 lunghi da 11—12 mm. anche nella 54a. Con eccezione della retata 42, per la quale si sono filati 1000 metri di cavo d'acciaio, tutte le altre che contenevano esemplari di *Amalopenaeus*, sono state eseguite filando 1500 metri di cavo. Anzi, come controllo della pescata No. 54a in cui si raccolsero insieme 10 esemplari di questo

[1] G. RIGGIO, Contributo alla carcinologia del Mediterraneo. in: Monit. Z. Ital. Anno 11 Suppl. 1901 pag. 19.

Digitized by Google

Crostaceo, ne fu fatta un' altra contemporaneamente dal vaporetto della Stazione Zoologica, Johannes Müller, percorrendo la medesima distanza, ma filando solo circa 700 metri di corda di canape. Fu usata pure una rete della stessa grandezza, aperta, alla di cui estremità era legato un boccale ordinario di vetro. Il risultato fu negativo, perchè tra gli animali catturati non si trovò nessun esemplare di questo Peneide.

La massima lunghezza del più grande *Amalopenaeus* raccolto è di 25 mm., con le antenne esterne lunghe 55 mm. Queste rassomigliano molto a quelle della *Sergia magnifica*, perchè ad un quarto circa della lunghezza totale fanno gomito e si rivestono subito di una specie di cigliatura che si continua su tutto il resto dell' appendice. Il colore dell' adulto è di un rosso corallo, più intenso alle estremità anteriore e posteriore; anche le antenne hanno lo stesso colore, ma un po' meno intenso. Invece nei giovani, il colore rosso corallo è limitato solo al cefalotorace, ai piedi chelati, ai pezzi boccali, ed un po' anche al dorso degli anelli addominali, mentre il resto del corpo è quasi trasparente. L'Ortmann crede che questa specie sia identica col *Gennadas parvus* Bate e col *G. intermedius* Bate; essa è stata trovata dal Blake e dal Challenger in diverse località dell' Atlantico fin' oltre i 5000 metri di profondità.

Il materiale raccolto dalla Maia ha un grande valore, perchè permette di completare lo studio dello sviluppo e l'anatomia dello *Amalopeneus*, di questa forma fin' ora sconosciuta nel Mediterraneo, e fornisce importante elemento allo studio dei Peneidi del nostro golfo, al quale col Monticelli attendiamo già da più anni[1]. Oltre ciò, essendo gli esemplari arrivati viventi alla superficie, è stato possibile ritrarre per la prima volta dei disegni in colore dal vivo di questa specie e valersene per tutte le osservazioni a fresco necessarie per poterla illustrare.

*Peneus membranaceus* Phil. Un giovane lungo 17 mm. nella pescata 54a. Le forme giovanili, dalla lunghezza di 10 mm. fino a che raggiungono quella di circa 40 mm., vivono nascoste nella cavità cloacale del *Pyrosoma* e solo molto raramente si trovano libere.

*Solenocera siphonocera* Phil. 1 Zoea ed uno stadio misidiforme

[1] F. S. Monticelli & S. Lo Bianco, Sulla sviluppo dei Peneidi del golfo di Napoli. in: Monit. Z. Ital. Anno 11 Suppl. 1901. — Comunicazioni sui Peneidi del golfo di Napoli. ibid. Anno 12 1901. — Uova e larve di *Solenocera siphonocera* Phil. ibid.

Digitized by Google

nella pescata 43. Questo Peneide è sessualmente maturo tutto l'anno, e le sue forme larvali si trovano, d'estate, ad una profondità fin circa i 300 metri, mentre nel resto dell' anno si raccolgono pure alla superficie. Anche di questa forma si rinviene nel Plankton tutta la serie di sviluppo, e come nella *Sicyonia*, a cominciare dall' uovo fino alla forma giovanile, che si trasforma dall' ultimo stadio misidiforme. Questo stadio misidiforme è stato costantemente confuso con la forma larvale conosciuta sotto il nome di Acanthosoma di alcuni Sergestidi, alla quale rassomiglia moltissimo la facies e pure il colore. Essa ha lo scudo dorsale a forma di mitra ed è consparsa di molti e forti aculei, con tre robuste spine anteriori terminali a guisa di un tridente; anche i segmenti addominali hanno forti e robuste spine mediane e laterali, ed una doppia serie longitudinale di esili e lunghe spine sulla loro superficie dorsale. Alle altre larve già riferite alla *Solenocera*, va aggiunta anche l'*Opisthocaris Müllerii* descritta dall'Ortmann tra quelle pescate dal National nell' Atlantico, che senza dubbio è una larva di *Solenocera*.

*Diaphoropus* sp. Ne furono pescati 2 esemplari nella retata 50. Questa forma larvale è stata descritta dall Bate[1], ed è molto caratteristica per avere il 5° pereiopodo 4—5 volte più lungo degli altri. Ha il corpo molto trasparente, di forma piuttosta allungata e sottile, e nuota rapidissimamente. Da Ottobre a Novembre essa si trova assai frequente e numerosa nel Plankton pescato fino a 200 metri di profondità, diventa più rara in Aprile e Maggio.

Avendo allevati gli stadii più avanzati di questa larva in piccole vasche, ho ottenuto la trasformazione di essi in giovani forme di *Alpheus ruber* M.-Edw., con tutti i caratteri specifici di questo Macruro.

Questo fatto non era stato da nessuno finora constatato sperimentalmente, ed il Coutière che nella sua monografia sugli Alpheidi cita molte forme larvali appartenenti a questo gruppo, non ha sospettato che il *Diaphoropus* potesse essere lo stadio misidiforme di una o più specie di Alpheidi.

*Oodeopus* sp. Pochi esemplari di questa forma larvale, descritta pure dallo Spence Bate, furono trovati nella pescata 50.

Il Sars[2], nel descrivere lo sviluppo del *Calocaris Macandreae*

[1] C. Sp. Bate, Report on the Crustacea Macrura, dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Vol. 24.

[2] G. O. Sars, Bidrag til Kundskaben om Dekapodernes Forvandlinger. 1. *Nephrops, Calocaris, Gebia.* in: Arch. Math. Naturv. Christiania 1884.

Digitized by Google

Bell, dà dei disegni di stadii misidiformi, molto simili alla larva che si è trovata nella pescata 50, sicchè è molto verosimile che *l'Oodeopus* appartenga ad una forma di *Calocaris*, genere che pertanto non si conosce ancora adulto dal Mediterraneo.

*Stenorhynchus phalangium* M.-Edw. Una Megalopa appartenente a questo Brachiuro fu rinvenuta nella retata 49. Questo stadio si è raccolto altre volte anche in Aprile nel Plankton pescato tra 50 e 100 metri di profondità.

Con tutte le retate eseguite dal Maia non si è mai pescata la *Myersia clavigera* del CHUN, che quest' autore dice tipica delle profondità.

Questo animale tanto caratteristico, che talvolta si trova pure alla superficie del nostro Golfo, ha degli esopoditi molto sviluppati ai pereiopodi, e ciò mi ha fatto sorgere il dubbio che esso non fosse una forma adulta, come lo descrive il CHUN, ma solamente uno stadio misidiforme di un Decapodo macruro. Perciò ho tentato allevarne alcuni esemplari, ottenendo per risultato, che la *Myersia clavigera* si è trasformata, con la perdita degli esopoditi ai pereiopodi, in un piccolo Macruro con rostro dentato, e con il secondo paio di pereiopodi molto allungato, che ha il carpo diviso in tante minute articolazioni e terminato in una piccola chela.

Per tali caratteri esso appartiene alla tribù dei Polycarpidi, e molto probabilmente è il piccolo di una rarissima specie di *Merhippolyte* non ancora descritta, e che fu pescata da me fuori i Faraglioni di Capri, a circa 600 metri di profondità.

***Schizopodi.*** *Lophogaster typicus* Sars. Un piccolo esemplare lungo 8 mm. venne pescato con la retata 43. Questo Schizopodo è stato trovato nel Mediterraneo solamente a Napoli ed a Tolone nelle pesche fatte dal Travailleur a 445 metri di profondità.

Nel Golfo questa specie è alquanto rara, e si raccoglie nel materiale di fondo pescato dalle paranze. In questo materiale, dov' esso si nasconde, ho trovati talvolta esemplari adulti che provenivano da profondità di 500 metri. D'inverno il *Lophogaster* molto raramente vien pescato nuotante alla superficie.

*Gastrosaccus Normanii* Sars. Ne furono trovati 2 esemplari nella retata 43. Esso vive in acque superficiali, essendo stato raccolto di frequente nel golfo di Napoli nel Plankton pescato a pochi metri di profondità. Nel Mediterraneo questa specie si conosce del mar di Spezia, Siracusa e Goletta.

Digitized by Google

*Arachnomysis Leuckartii* Chun. Una giovane ♀ lunga 5 mm. nella retata 43, ed una ♀ adulta nella 57. Questo Schizopodo fu per la prima volta trovato e descritto dal Chun, nel golfo di Napoli e propriamente nelle vicinanze d'Ischia in soli tre esemplari, tutti ♂, provenienti da pescate fatte in Ottobre a 800 metri di profondità. Un altro esemplare ♂ fu da me pescato alla profondità di 60 metri nel mese di Giugno in mezzo al Golfo, ed altri quattro, due ♀ e due ♂, raccolti in Giugno ed in Ottobre, provengono da retate fatte con una rete aperta, proprio in mezzo a Bocca Grande, tra Capri e Ischia, per le quali si erano filati 300 metri di cavo di canape. Tutte e due queste ♀ adulte avevano grosse larve nella tasca incubatrice.

La femmina di questa specie nello stato adulto è lunga 10 mm., e differisce a prima vista dal maschio perchè in essa mancano completamente i pleopodi, che sono invece sviluppatissimi in questo ultimo. Sotto il ventre, e precisamente nella parte sternale, in vicinanza degli anelli addominali, si adagia una immensa tasca incubatrice sferica, formata da due membrane concave con i margini ciliati e quasi aderenti fra di loro. Gli embrioni contenuti nella detta tasca hanno la forma tipica di quelli appartenenti al altri Misidei.

Ho voluto[1] accennare di nuovo a queste differenze sessuali, per metterle meglio in evidenza, ora che è stato trovato di nuovo il maschio di questa rara specie.

*Brutomysis Vogtii* Chun. Un ♂ adulto lungo 6 mm. nella retata 43. Questo genere è stato fondato dal Chun[2] sopra un solo individuo maschio, da lui pescato con una rete aperta che giunse a 500 metri di profondità in vicinanza di Funchal (Madeira). Per conseguenza è la prima volta che questo rarissimo animale si trova nelle acque del Mediterraneo; l'esemplare pescato nelle adiacenze di Capri corrisponde perfettamente con la descrizione del Chun e con lo splendido disegno che l'accompagna.

*Thysanopoda obtusifrons* Sars. Questa forma fin' ora sconosciuta nel Mediterraneo è stata pescata in varie retate, come segue: 2 adulti nella 40a, 200 adulti nella 43, 35 adulti nella 49, 12 nella 50, 20

[1] S. Lo Bianco, Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 13. Bd. 1899 pag. 500.

[2] C. Chun, Atlantis. Über pelagische Tiefsee-Schizopoden. in: Bibl. Z. 19. Heft 1896 pag. 179.

Digitized by Google

tra adulti e giovani nella 53, 14 tra i quali solo 3 adulti nella 54a, 32 medii e piccoli nella 55. In totale 315 esemplari, e tutti in pescate eseguite con 1500 metri di cavo metallico, con eccezione di quella No. 40, eseguita solamente con 1000 metri; non si è mai trovata in profondità minori.

Non essendo citata dal CHUN, tra gli animali pescati nel golfo di Napoli e sue adiacenze, sembra che egli non l'abbia mai catturata. La lunghezza media degli esemplari pescati è di 15 mm., ma i più grandi possono raggiungere anche 17 mm.

Questo genere è caratteristico per avere il penultimo pleiopodo della medesima grandezza degli altri, e la specie si distingue dalle altre per il rostro che non termina a punta, ma che è arrotondato ed ottuso.

Gli esemplari delle adiacenze di Capri, come quelli osservati dall' ORTMANN (pescati dal National nell' Atlantico) differiscono dalla specie originale descritta dal G. O. SARS sugli esemplari del Challenger raccolti nel Pacifico, perchè al margine laterale del cefalotorace hanno una piccola spina, ed inoltre per una spina preanale assai sviluppata. Le parti boccali, il telson e la forma dei pleopodi sono perfettamente identiche al tipo. Il colore differisce pure dalla forma originale, avendo gli esemplari pescati dalla Maia i pezzi boccali e la parte basale dei pleiopodi colorati di un rosso cinabro, mentre tutto il corpo è piuttosto trasparente. Queste piccole differenze, come ammette anche l'ORTMANN, possono valere per caratterizzare delle varietà locali.

Negli individui ♀ di più grandi dimensioni (16—17 mm.) ho spesso trovato un paio di spermatofori attaccati nella parte mediana del segmento, che porta il 6° paio di pleiopodi. Questi spermatofori sono piriformi, ed il loro peduncolo, piuttosto assottigliato, è saldato ad una membrana comune che aderisce al segmento suddetto. Essi assumono un colore bruno-marrone, che si rende molto visibile e si mette bene in evidenza, quando l'animale è stato trattato con la formalina, perchè spicca sul color bianco che assume l'animale, diventando opaco.

*Nyctiphanes norvegica* Sars. 1 esemplare lungo 10 mm., ed un altro 33 mm. nella pescata 39a, 1 esemplare di 23 mm. nella 49, ed un altro di 20 mm. nella 50.

Finora non era stata sospettata da nessuno l'esistenza di questa tipica forma nordica nel Mediterraneo, e pure essa non è rara in



Digitized by Google

questo mare, ed alle volte comunissima. Io stesso nel mese di Luglio ho visto migliaia di questi Schizopodi nuotare liberamente alla superficie, nei pressi della Marina grande di Capri; ed erano in tanta quantità che i marinai dell' isola ne facevano raccolta come esca, per usarla nella pesca degli Sparidi, e specialmente per quella dell'*Oblata melanura* L., che ne è ghiottissima.

Questi individui misuravano circa 30 mm. di lunghezza, dall'estremità del telson all' occhio. Seppi dai medesimi pescatori che questi Crostacei erano apparsi sovente tanto in inverno che in primavera, ed in tale abbondanza che talvolta ne avevano raccolti dei quintali. Ed anzi asserivano che per loro esperienza la comparsa di questi animali nei pressi dell' isola è foriera di cambiamento di tempo e talvolta anche di uragani. Se ciò fosse vero, si potrebbe iscrivere questa forma tra quelle allopelagiche dell' HAECKEL, che appariscono alla superficie per cambiamenti fisici.

Alcuni grossi esemplari di questa specie ho pure rinvenuto tra il Plankton rigettato dallo scirocco sulla spiaggia del Faro di Messina. Due individui pure di grandi dimensioni furono catturati nel mese di Marzo dal personale della Stazione Zoologica, nei pressi della Grotta azzura di Capri, ove la retina aperta raggiunse circa i 100 metri di profondità. L'esemplare pescato nella retata 39a e quello nella 49 erano infestati da un Dajide, il *Branchiophryxus nyctiphanae* Caullery.

Riguardo alla identità di questa specie non vi è nessun dubbio, rispondendo gli esemplari esaminati completamente ai caratteri dati dal SARS, alla forma nordica. D'altronde il genere è molto caratteristico, per avere il penultimo paio di pleiopodi formato da solo due lunghi articoli.

*Euphausia pellucida* Dana. Questa specie è stata trovata nel Mediterraneo solo nelle vicinanze del golfo di Napoli ed a Messina. Sembra però che essa sia cosmopolita, essendo stata raccolta in quasi tutti i mari finora esplorati.

Essa fu trovata in quasi tutte le retate fatte dalla Maia e distribuita nella maniera seguente: 10 adulti e molti giovani nelle 39a, 11 adulti nella 40a, 34 giovani nella 41, 15 adulti nella 43, Nauplius e Metanauplius anche nella 43, 600 adulti nella 50, Zoea e stadi misidiformi nella 50, 3 adulti e molti giovani nella 53, varii giovani nella 54b, 12 giovani nella 55 e 5 giovani nella 56.

Il CHUN dice che questa specie è comune tanto alla superficie

Digitized by Google

come nella profondità. Dalle mie osservazioni di molti anni sul Plankton ho potuto concludere, invece, che questa specie ha le uova galleggianti, che si trovano in grandissima quantità nell' inverno a pochi metri al disotto della superficie, mentre quasi tutto l'anno il Plankton, tanto littorale che profondo, contiene forme larvali dal Nauplius fino a giovani lunghi poco meno di 10 mm.

Raggiunta questa grandezza, l'*Euphausia pellucida* emigra nelle profondità, dove rimane nella zona al disotto dei 500 metri, e viene di nuovo alla superficie solo se vi è trascinata dalle correnti. Quasi tutte le volte che si filano da 1000 a 1500 metri di cavo, si ha la probabilità di pescarne degli adulti, ed alle volte in gran numero; mentre che a minori profondità non se ne trovano quasi mai. Il fatto che nella pescata 50 furono raccolti circa 600 esemplari insieme, dimostra sempre più che essi, a simiglianza di molti altri Schizopodi, vivono in grandi aggregati d'individui.

Sopra un esemplare proveniente da questa ultima località fu trovato parassita un *Heterophryxus appendiculatus* Sars, appartenente alla famiglia degli Epicaridi.

*Euphausia gibba* Sars. Oltre l'*E. pellucida* Dana e l'*E. intermedia* Riggio — specie questa descritta da Messina e raccolta alla superficie — non se ne conoscevano altre nel Mediterraneo. Tra gli Schizopodi pescati dalla Maia si è trovato sovente anche l'*E. gibba* Sars, specie molto caratteristica per il terzo segmento addominale, che si prolunga in una spina molto acuta e leggermente ricurva.

Essa è stata raccolta nelle seguenti retate: 5 esemplari nella 49, 8 giovani nella 50, 6 nella 53, 2 nella 54a, 20 piuttosto giovani nella 55, 4 giovani nella 56. Gl' individui più grandi misuravano 16 mm. e coincidevano per le dimensioni con quelli del Challenger e descritti dal Sars.

In un esemplare ♂ pescato nella retata 49, fu trovato aderente alla base della 4ª branchia sinistra un *Branchiophryxus*. Questo esemplare differisce dall' unica specie conosciuta del genere, *B. nyctiphanae* Caullery, e per conseguenza deve considerarsi come una nuova specie.

*Nematoscelis* sp. Questo genere è stato raccolto in tutte le retate con eccezione della 39b, 40b, 54b e 57, e distribuito come segue: un esemplare nella 38, 2 nella 39a, 1 nella 40a, 1 nella 41, 1 nella 42, 120 nella 43, 25 nella 49, 70 nella 50, 17 nella 53, 9 nella 54a, 4 in 55 e 4 in 56, un totale di 255 esemplari tra giovani e adulti.



Digitized by Google

Come si può vedere, il genere *Nematoscelis* è molto diffuso nelle profondità delle adiacenze del Golfo, e sembra che viva nei strati d'acqua più profondi, perchè si è raccolto sempre con una certa abbondanza nelle retate fatte con 1500 metri di cavo d'acciaio.

Avendo voluto determinare gli esemplari raccolti per conoscerne le specie, ho trovato non poche difficoltà, e non mi è riuscito di farlo con certezza. Io credo che gli stiletti dell' estremità del 2° paio di pereiopodi possono in questo genere variare a secondo dell'età e forse anche del sesso, e perciò è difficile di usarli come caratteri differenziali.

La massima lunghezza dei più grossi individui pescati dalla Maia è di 18 mm. dall' estremità del telson a quella della squama antennale.

Tra gli esemplari della pescata 49, si trovava una grossa femmina con uova rinchiuse in un sacco membranoso allungato, aderente ventralmente presso i pori sessuali.

Questo sacco si estende innanzi fin quasi alla bocca dell' animale e contiene circa 3 dozzine di uova piuttosto grosse. La femmina in esame aveva all' estremità del 2° paio di pereiopodi solo 6 stiletti ed è perciò da riferirsi probabilmente al *Nematoscelis Sarsii* Chun, che l'Ortmann ritiene identico col *N. tenella* Sars.

*Stylocheiron mastigophorum* Chun. Si è raccolto nelle seguenti pescate: 2 esemplari nella 38, 2 nella 39a, 1 nella 49, 3 nella 50, 2 nella 53, 2 nella 54a, 2 nella 55, 2 nella 56 e 8 nella 57. Sembra che questo Schizopodo non viva a così grande profondità come il *Nematoscelis*, perchè sovente è stato raccolto dal personale della Stazione Zoologica anche nelle pesche planktoniche fatte dalla superficie fino a 200 metri di profondità. Anche con la Maia la sola volta che se ne sono catturati 8 esemplari insieme, è stato con la retata 57, per la quale si sono filati solo 500 metri di cavo metallico.

In quasi tutte le retate poi si sono raccolte delle giovani Zoea e stadii più avanzati, appartenenti a diversi generi di Euphausidi.

***Isopodi.*** *Eurydice pulchra* Leach. È la prima volta che quest' Isopodo si rinviene nelle acque del Mediterraneo. L'unico esemplare raccolto è stato pescato con la retata 43. Per le sue dimensioni e per tutte le sue caratteristiche esso coincide esattamente con la descrizione di questa forma nordica data dal Leach, la quale fu trovata finora solo sulle coste inglesi, tedesche e francesi.

Digitized by Google

*Heterophryxus appendiculatus* Sars. Questo Epicaride vive fissato sul dorso del cefalotorace di *Euphausia pellucida* Dana. Un solo esemplare fu trovato nella retata 50, su di una delle 600 *Euphausia* pescate. Sulla femmina si trova il maschio pigmeo, attaccato alla parte posteriore del corpo. Anche questa è una forma nuova per il Mediterraneo; l'unico esemplare finora trovato e descritto dal G. O. Sars[1] proveniva dalle adiacenze delle isole del Capo Verde.

*Branchiophryxus nyctiphanae* Caullery[2]. Fu trovato aderente alla base della penultima branchia di *Nyctiphanes norvegica* Sars proveniente dalle retate 39a e 49. L'esemplare descritto dal Caullery aderiva, invece, all' ultima branchia di quest' ospite pescato dal Caudan nel golfo di Guascogna. Gli esemplari ora pescati per la prima volta nel Mediterraneo, nelle vicinanze di Capri, sono più grandi di quelli dell' Atlantico.

*Branchiophryxus* n. sp. Aderente alla base della 4ª branchia di un *Euphausia gibba* Sars pescata con la retata 49, fu trovato un Dajide, che presenta tutti i caratteri del genere *Branchiophryxus*, ma, come ho detto, differisce dall' unica specie nota.

L'esemplare è lungo circa 1 mm., di forma ovale, e da quanto ho potuto vedere, sembra che abbia 4 paia di pleiopodi nel solco anteriore. Il maschio piccolissimo era fissato sul solco posteriore, in vicinanza dell' estremità del corpo. J. Bonnier[3], nel suo elenco degli Schizopodi infestati da Epicaridi, non menziona l'*Euphausia gibba* Sars; per conseguenza il Dajide, non prima trovato su questo ospite, con ogni probabilità di certezza può considerarsi come nuovo.

*Microniscus* sp. div. Nelle pescate 38, 39a, 40b, 41 e 55, si sono trovati varii esemplari di questi piccoli parassiti dei Copepodi. Il genere *Microniscus* da alcuni è considerato come una forma larvale (Sars), da altri come una forma adulta molto primitiva (Giard & Bonnier). Conosciuto finora solamente dai mari del Nord e dall' Atlantico, è la prima volta che tal genere vien indicato del Mediterraneo, dove pertanto non è per nulla raro.

---

[1] G. O. Sars, Report on the Schizopoda. in: Rep. Challenger Vol. 13 pag. 220.

[2] M. Caullery, *Branchiophryxus nyctiphanae* n. g. et n. sp. Epicaride nouveau de la famille des Dajidae. in: Z. Anz. 20. Jahrg. 1897 pag. 88.

[3] J. Bonnier, Contribution à l'étude des Epicarides. Les Bopyridae. in: Trav. Stat. Z. Wimereux Tome 8 1900.

Digitized by Google

Non è possibile dire, su quali specie di Copepodi vivevano gli esemplari trovati, perchè per effetto del liquido fissatore essi si erano staccati dal relativo ospite.

***Hyperidi.*** I seguenti Hyperidi sono stati determinati dal Prof. J. VOSSELER di Stuttgart, durante l'ultima sua permanenza nella Stazione Zoologica. Gli rendo grazie per l'aiuto prestatomi.

*Scina cornigera* M. Edw. 1 ♀ giovane nella retata 39a, 1, anche giovane, dalla 49 ed 1 dalla 54. Essa si conosce di varie località del Mediterrano, ma finora era sconosciuta dalle adiacenze del golfo di Napoli.

*Scina marginata* Bov. Una ♀ adulta nella 50. Il VOSSELER crede che quest' unico esemplare, per alcune particolarità nella forma del capo, rappresenti una varietà. La specie si conosce da varie località dell' Atlantico, e nel Mediterraneo dalla sua parte orientale, e pure da Messina. Nel golfo di Napoli è assai rara.

*Scina Rattrayi* Stebb. Una ♀ adulta nella retata 53. È stata pescata finora solo nell' Atlantico, ed in assai grandi profondità; per conseguenza deve considerarsi come nuova per il Mediterraneo.

*Vibilia armata* Bov. Un ♂ adulto proveniente dalla retata 54. Questa forma è nota finora solo da varie località dell' Atlantico, perciò è anch' essa nuova per il Mediterraneo.

*Hyperia schizogeneios* Stebb. Una ♀ adulta nella 43, 2 ♀ adulte nella 50, 1 ♂ adulto nella 57. È forma nuova per il golfo di Napoli; essa era finora conosciuta dall' Atlantico, e nel Mediterraneo solo dalle coste nordiche dell' Africa.

*Hyperia promontorii* Stebb. 2 ♂ adulti provenienti dalla retata 55. Questa specie è stata pescata una sola volta dal Challenger nei pressi del Capo di Buona Speranza, ed è conseguentemente nuova pel Mediterraneo, dove vien ora trovata per la prima volta nelle adiacenze del golfo di Napoli.

*Hyperia Luxonii* Stebb. Una ♀ adulta dalla pescata 55, 1 ♀ adulta dalla 56. Questa specie è nota solo dell' Oceano Pacifico dove è stata pescata dal Challenger. È quindi anche essa nuova per il Mediterraneo.

*Hyperia* sp. Un ♂ ed una ♀ adulta pescati con la retata 53.

Digitized by Google

*Hyperioides longipes* Chevr. Un ♂ adulto, 1 ♂ giovane, 1 ♀ giovane nella retata 53, 1 ♂ giovane nella 56, 1 ♀ adulta, 2 ♀ giovani, 1 ♂ adulto ed 1 ♂ giovane nella 57. Essa si conosceva finora solo dall' Atlantico; è perciò nuova per la fauna del Mediterraneo.

*Phronimopsis spinifera* Cls. Un esemplare pescato con la retata 38, 1 con la 39a, 1 ♀ giovane con la 53, 1 con la 54b, 3 ♀ con la 55, 1 ♂ adulto con la 57. Questa specie non è rara nel Mediterraneo, e fu descritta per la prima volta da Messina. Il CHUN l'ha pescata con la rete chiusa a 900 metri di profondità presso l'isola d'Ischia, ed a 1000 metri presso Capri, e la considera come forma tipica delle profondità perchè l'ha rinvenuta solo nelle pesche fatte oltre i 600 metri di profondità. D'inverno io l'ho trovata anche nel Plankton raccolto alla superficie.

*Phronima sedentaria* Forsk. Un grande esemplare ♀ nella retata 38, 1 ♂ giovane nella 54, 1 ♂ ed 1 ♀ giovani ed 1 ♂ adulto nella 57. Questa specie è frequentissima nel golfo di Napoli nelle pesche fatte in inverno ed in primavera alla superficie, specialmente in individui ♀ adulte, che si allogano in una sorta di barilotto formato specialmente dalla tunicina del *Pyrosoma*. I ♂ sono più rari e si trovano tutto l'anno nel Plankton pescato al disotto di 50 metri di profondità.

*Phronima atlantica* Guér. Tre ♀ giovani provenienti dalla retata 53, 1 ♀ giovane dalla 54. Questa specie s'incontra frequente nell' Atlantico, e non è rara nel golfo di Napoli insieme alla specie precedente, con la quale sovente è stata confusa.

*Euprimno macropus* Guér. Un ♂ ed 1 ♀ giovani dalla pescata 43, 2 ♀ adulte e 2 ♀ giovani dalla 53, 1 ♂ giovane dalla 54a, 2 ♀ giovani dalla 55, 1 ♀ giovane dalla 56 e 3 giovani dalla 57. Questa specie, comunissima nell' Atlantico, è stata trovata pure nell'Oceano Pacifico. Nel golfo non è rara, ed io stesso in primavera l'ho pescata sovente nel Plankton di superficie.

*Phrosina semilunata* Risso. Un giovane nella retata 49, 1 ♀ giovane nella 53, 2 ♀ giovani nella 54a, 2 ♀ e 2 ♂ giovani nella 55, 1 ♀ giovane nella 56, 1 ♀ e 1 ♂ adulto ed 1 ♀ giovane nella 57. Questa *Phrosina* era nota delle acque di Nizza, ed io l'ho riconosciuta pure in mezzo a forme pelagiche provenienti dal porto di Messina. Nel golfo di Napoli, d'inverno ed in primavera, assai di rado, se ne trovano grossissimi esemplari.

Digitized by Google

*Eutyphis ovoides* Risso. Un esemplare ♀ molto grande raccolto con la pescata 43, 1 ♀ giovane con la 57. Ho raccolto questa specie d'estate a Bocca Grande, filando circa 200 metri di cavo. Sovente essa è stata rinvenuta d'inverno ed in primavera alla superficie del Golfo. Il CHUN l'ha pescato in Gennaio a 300 metri di profondità nelle adiacenze del golfo di Napoli.

*Parascelus typhoides* Cls. Un adulto nella retata 55 ed 1 nella 57. Si conosce anche da Messina ed era già noto dal nostro Golfo.

*Parascelus* sp.? Un ♂ adulto nella retata 55, ed una ♀ adulta nella 57. Questa specie, differente dalla precedente, è stata ora per la prima volta pescata nel Golfo.

*Eupronoë minuta* Cls. Due ♀ con la pescata 53. Questo Hyperide non è stato finora mai trovato nel Mediterraneo. Il CLAUS l'ha descritto sopra esemplari provenienti dai mari del Sud.

*Eupronoë* sp. Un adulto trovato nella retata 57. Questa specie con ogni probabilità è la n. sp. di *Eupronoë* pescata dal CHUN in Gennaio con la rete aperta, alla profondità di 300 metri.

*Lycaea robusta* Cls. Una ♀ adulta proveniente dalla retata 55. Se ne conoscono esemplari pescati a Marsiglia (MARION) ed a Messina; nel golfo di Napoli l'ha trovata il CLAUS.

*Thamyris mediterranea* Cls. Una ♀ adulta si pescò con la retata 54a, ed un' altra con la 57. È forma piuttosto rara nel Golfo.

*Streetsia Stebbingii* Chevr. Un esemplare ♀ (con giovani), lunga dalla punta del rostro all' estremità del telson 27 mm., fu rinvenuta nella pescata 50. Questa forma è stata trovata una sola volta dall'Hirondelle, alla superficie, tra le Azzorre e Terranova, in due esemplari molto piccoli, misurando essi solo 12 mm. di lunghezza.

L'individuo pescato fuori Capri dalla Maia aveva il capo ed il sistema digerente di una tinta aranciata, ed il capo perfettamente trasparente. Anche questo animale è nuovo per il Mediterraneo.

***Ostracodi.*** *Conchoecia spinirostris* Cls. Pochi esemplari nelle retate 38, 39a, 41 e 42, moltissimi nelle 43, 49, 50, 53, 54a, 54b e 55, pochi nelle 56 e 57. È la specie trovata la più comune nel Golfo dal W. MÜLLER[1], tanto alla superficie che in profondità, fatto che posso pienamente confermare, aggiungendo che essa aumenta sempre

[1] W. MÜLLER, Die Ostracoden. in: Fauna Flora Golf. Neapel 21. Monographie 1894.

Digitized by Google

più in numero di esemplari nelle retate, a misura che per queste si aumenta la lunghezza del cavo.

*Conchoecia magna* Cls. Pochi esemplari nella retata 43, 3 nella 49, 3 nella 53, e 2 nella 54a. Tutti gli esemplari raccolti provengono da pesche fatte con 1500 metri di cavo, mentre non se ne sono mai pescati con quelle fatte a minor profondità.

*Conchoecia procera* W. Müll. Due esemplari provenienti dalla pescata 43, varii dalla 49, pochi dalla 54a. Anche questa specie si è trovata solo nella retate più profonde, ed in esemplari poco numerosi.

*Conchoecia rotundata* W. Müll. Pochi individui raccolti con la 43. È dell' Oceano Pacifico, dove è stata pescata a grandi profondità. Il W. Müller l'ha raccolta, sebbene raramente, pure alla superficie del Golfo.

*Conchoecia Clausii* Sars. Molti esemplari ne furono rinvenuti nella retata 38, e varii nelle 39a, 40b, 41, pochi nelle 43, 49, 50, 54a, 54b, e molti nelle 55, 56 e 57. È una specie molto frequente, che vive ordinariamente negli strati poco profondi, ed è conosciuta pure dall' Atlantico.

***Copepodi.*** Come d'ordinario, il Plankton raccolto in tutte le retate, conteneva una quantità di varii Copepodi, provenienti da tutte le profondità per le quali passava la rete. Tra le forme più comuni si notavano: *Temora stylifera* Dana, *Euchaeta acuta* Gsbrt., *E. marina* Prest., diverse specie di *Oncea*, *Oithona*, *Corycaeus*, *Candace* e *Pleuromma*, *Calanus gracilis* Dana, *Mecynocera Clausii* Thomp., *Leuckartia flavicornis* Cls., *Phaënna spinifera* Cls., *Hemicalanus mucronatus* Cls., *Calanus gracilis* Dana, *Copilia denticulata* Cls., *C. vitrea* Gsbrt., *Monops regalis* Dana e molte altre, la di cui identificazione non è stata possibile con certezza. Inoltre nelle retine a piccolissime maglie si trovavano sovente diverse forme di Nauplius appartenenti a varii Copepodi.

Fra la specie osservate meritano di essere particolarmente ricordate le seguenti.

*Euchaeta spinosa* Gsbrt. Tre esemplari ♂ raccolti con la 43, 3 ♀ e 4 ♂ con la 49, 1 ♀ ed 1 ♂ con la 50, 3 ♂ con la 53, 1 ♂ con la 54a; totale 16 esemplari. Il Giesbrecht durante il tempo che nella Stazione Zoologica si è occupato della Monografia dei Copepodi liberi del Golfo, ha raccolto solo 3 individui ♀ di questa specie, e mai alcun ♂. È quindi la prima volta che si trova il maschio,

Digitized by Google

finora sconosciuto. Tutte le retate che hanno portato su esemplari di *Euchaeta spinosa*, sono state eseguite filando non meno di 1500 metri di cavo metallico, e nessun esemplare è stato catturato quando se ne sono filate meno. Considerando che generalmente le pesche pelagiche finora eseguite nel golfo di Napoli, ad eccezione di quelle del CHUN, si sono fatte (calcolando la corda filata) a non più di 500 metri di profondità, si può conchiudere con ogni probabilità che questo Copepodo, che neppure il CHUN ha trovato nelle sue pesche, sia una forma tipica abissale.

*Euchirella messinensis* Cls. Quattro esemplari nella 39a, molti nella 43, pochi nella 49, varii nella 53, 6 nella 54a, e pochi nella 55. Anche questa specie sembra possa considerarsi come una forma abissale, essendo stata catturata solo con le retate più profonde. Essa di conosce solo delle acque di Napoli e di Messina.

*Eucalanus elongatus* Dana. Furono rinvenuti sei esemplari di questa specie nella retata 38, molti nella 43, circa 200 nella 49, molti nelle 50, 53 e 54a, 1 in 54b, pochi in 55, e 4 in 57.

Questa forma sovente nel Golfo si è trovata d'inverno nel Plankton di superficie; pertanto, nel mese di Aprile, quando si sono fatte le retate con la Maia, è stata raccolta abbondantemente sempre che si filarono 1500 metri di cavo, e quando se ne filarono meno, come nella retata 54b, fatta per controllo della 54a, si rinvenne invece un solo esemplare. Ciò lascia supporre che questo Copepodo in certe stagioni dell' anno preferisca le acque piuttosto profonde.

Questa specie sembra essere cosmopolita, essendosi pescata in diverse località dei grandi oceani, e di avere una grande estensione batimetrica, perchè è stata trovata fino alla profondità di 4000 metri.

*Hemicalanus longicornis* Cls. È stato trovato in piccolo numero, in quasi tutte le retate fatte, e solo nella 54b esso si raccolse abbondantemente.

*Setella gracilis* Dana. Questo Copepodo è stato trovato in varie località dell' Atlantico e del Pacifico. Nel Mediterraneo si conosce solo del golfo di Napoli e di Messina. Nella retata 39b, che rappresenta il risultato della pesca di una rete quantitativa di HENSEN, legata alla metà circa dei 1000 metri di cavo filato per la retata 39a, fu trovata questa specie abbondantissima, a migliaia di esemplari ed in tutti gli stadii. Pochi esemplari furono pure raccolti nelle retate 39a, 41, e 2 soli nella 42. È una specie ordinariamente rara nel Golfo, ed io l'ho raccolta pure con retate fatte con 100 metri di

Digitized by Google

cavo, in estate e primavera, mentre d'inverno si trova pure alla superficie, nel Plankton profondo spintovi dalle correnti.

*Pleuromma abdominale* Lubbock e *P. gracile* Cls. In tutte le retate ho trovate ambedue queste specie, ed in numero piuttosto grande d'individui, e tanto più grande quanto maggiore era la lunghezza del cavo metallico filato. Anche queste forme credo che vivano ordinariamente in acque profonde, e solo per caso vengano alla superficie trascinate dalle correnti. Tutti gli esemplari raccolti avevano l'organo chitinoso pigmentato da un lato.

*Sapphirina vorax* Giesbr. Un solo esemplare nella retata 54 a.

Una specie di *Caligus* fu trovato nella retata 49. Esso talvolta s'incontra nel Plankton pescato poco oltre i 50 metri di profondità, e credo che rappresenti lo stadio libero della specie, che precede la fissazione di questa, sopra l'ospite (pesci).

***Cirripedi.*** Nella retata 50 fu rinvenuto un Nauplius che rassomigliava perfettamente al Nauplius descritto dall' HANSEN a pag. 42 del suo lavoro sui Cladoceri e Cirripedi della Plankton-Expedition, e figurato nella Tav. 3, Fig. 2. Il detto autore suppone che questa larva appartenga al ciclo evolutivo di un Cirripedo anomalo, molto probabilmente ad un Apodo.

L'esemplare della Maia era molto caratteristico per le strie incise nella chitina del cefalotorace e per la forma del telson. L'unico individuo descritto dall' HANSEN fu pescato dal National nei pressi di S. Vincenzo (Atlantico). Disgraziatamente l'esemplare pescato dalla Maia andò perduto nel passarlo da un portoggetti in un tubicino. È questa la prima volta che una tale larva si rinviene nel Mediterraneo.

***Dafnidi.*** Pochi esemplari del *Podon intermedius* Liljbg. furono raccolti con le retate 38 e 42. Questa specie si trova sovente d'inverno e di primavera nel Plankton di superficie, e l'ho riconosciuta anche nel Plankton del lago Fusaro. Essa è diffusa in varie altre località del Mediterraneo ed anche nell' Atlantico.

## Vermi.

***Gefirei.*** Alcune larve di Sipunculidae furono trovate nelle retate 43 e 56.

***Anellidi.*** *Nectochaeta Grimaldii* Mrzll. Un esemplare di questa specie in ottime condizioni si rinvenne nella campana natante

Digitized by Google

di *Abyla pentagona* Esch., pescata con la retata 55. Esso è lungo 5 mm. e corrisponde, in generale, alla descrizione che dà il MARENZELLER[1] dell' unico esemplare pescato dall' Hirondelle nell' Atlantico a quasi 2000 metri di profondità, per il numero dei segmenti e per i lunghi cirri, nonchè per le setole ventrali. Pertanto nel ramo superiore dei parapodii ventrali, invece di una sola setola, come descrive il MARENZELLER, se ne osserva tutto un gruppo, in numero di dieci circa; esse sono larghe quasi il doppio di quelle del ramo inferiore, e disposte a ventaglio. Io suppongo che l'assenza di queste setole nell' esemplare studiato dal detto autore debba interpretarsi non altrimenti che per mancanza delle medesime in seguito alle non buone condizioni dell' esemplare esaminato.

Considerando la descrizione che dà il MICHAELSEN della *Drieschia pelagica*, Polynoide pelagico pescato dal DRIESCH nei mari di Ceylon, si nota una grande rassomiglianza fra i dui generi. Anche il Polynoide trovato dal VIGUIER nella baia d'Algeri, e che descrisse sotto il nome di *Polynoë pelagica*, e da lui ritenuto come uno stadio giovanile, è una forma molto simile, ma di minori dimensioni della specie del MARENZELLER.

*Callixonella lepidota* var. *Krohnii* Apst. Alcuni pezzi provenienti dalla retata 38, varii giovani esemplari dalla 39b, 1 dalla 50, 1 dalla 53, ed 1 dalla 54a. Il GREEFF ha descritto questo Alciopide col nome di *Alciopa Krohnii* da esemplari pescati nel golfo di Napoli, dove non è raro d'inverno ed in primavera nelle pescate di superficie e talvolta in numerosi esemplari. Ho osservato in questa specie che il maschio presenta, dal lato posteriore di ciascun parapodio, un grosso organo pigmentato di nero, che molto probabilmente è da interpretrarsi come organo luminoso, e che ricorda organi simili descritti ai lati dell' *Asterope candida* D. Ch. e di altri Alciopidi. Di questi organi non vi ha traccia nella femmina.

Ho voluto accennare a questo dimorfismo sessuale, da me costatato, che non trovo citato da nessuno degli autori, che si sono occupati di questa specie.

*Vanadis cristallina* Greeff. Nella retata 38 se ne rinvenne un esemplare, un' altro nella 41, ed 1 nella 55. Il CHUN l'ha raccolto nel nostro golfo nel mese di Settembre a 150 metri di profondità.

---

[1] E. v. MARENZELLER, Sur un Polynoïde pélagique, *Nectochaeta Grimaldii* nov. gen. nov. sp. in: Bull. Soc. Z. France 17. Vol. 1892 pag. 173.

Digitized by Google

*Vanadis formosa* Clp. Ne furono trovati: 1 esemplare nella retata 54a, 1 nella 55, e 3 (1 grosso esemplare e 2 piccoli) nella 57. Questa specie è stata raccolta anche dal CHUN a 100 metri di profondità, e sovente, d'inverno e in primavera, si vede alla superficie.

*Asterope candida* D. Ch. Alcuni pezzi vennero pescati con la retata 49, 1 con la 53, ed altri pezzi con la 55. Nel medesimo mese di Aprile questo Alciopide fu osservato in gran numero alla superficie, e propriamente nelle adiacenze dei Faraglioni di Capri. Del resto esso è comunissimo alla superficie, in inverno e primavera.

*Alciopa Cantrainii* D. Ch. Un giovane nella retata 41, alcuni pezzi nella 49, e 4 esemplari adulti nella 54a. Questa specie si trova sovente nel Golfo tanto alla superficie che nelle profondità. È conosciuta da altre località del Mediterraneo, e pure dall' Atlantico.

*Tomopteris Kefersteinii* Greeff. È stata trovata indistintamente in tutte le retate fatte dalla Maia, ma assai abbondante in quelle 40a, 49, 50, 55 e 57.

Il CHUN ha descritto nel Golfo due specie, la *Tomopteris elegans* e la *T. euchaeta*, e dice che la prima è più rara della seconda. Nel periodo di tempo delle pesche eseguite dalla Maia la *T. elegans*, che peraltro secondo l'APSTEIN[1] non è che la *T. Kefersteinii* del GREEFF, si è trovata costantemente; e da canto mio, ho potuto costatare precisamente l'opposto di quanto ha osservato il CHUN, perchè, mentre la *T. Kefersteinii* (= *elegans*) è assai comune nel Golfo, la seconda si è trovata raramente, ed in pochissimi esemplari.

Questo fatto è un argomento da invocare, per provare che molti animali pelagici cambiano sovente il loro habitat, e che anche la estensione di questo può variare non poco secondo le diverse stagioni. Il CHUN ha raccolto un esemplare di *T. elegans* (*Kefersteinii*) con la rete a chiusura a 600 ed a 1300 metri di profondità. Io l'ho sempre pescata in più o meno gran numero d'individui, d'inverno, alla superficie ed in profondità, fin circa 300 metri, e d'estate solamente in profondità. Questa specie è conosciuta pure da Messina e da Algeri, ed i comune nell' Atlantico.

*Tomopteris euchaeta* Chun. Un grosso esemplare fu pescato nella retata 43, 2 nella 53, 3 individui giovani, 1 nella 55 e 2 nella 56.

---

[1] C. APSTEIN, Die Alciopiden und Tomopteriden der Plankton-Expedition. 1900.

Digitized by Google

Questa specie d'inverno ed in primavera si trova, sebbene raramente, pure alla superficie. Il CHUN l'ha sempre pescata dai 500 metri fino a 1000, e la considera come forma tipica batibica. L'APSTEIN ha rinvenuto questa specie del CHUN anche a Messina, e dalla Plankton-Expedition è stata raccolta abbondantemente in varii punti dell' Atlantico.

*Sagitella Kowalewskii* N. Wagn. Si rinvennero 4 adulti nella 43, 1 nella 49, 2 nella 50, 1 nella 53, 1 nella 54, 3 nella 55 e 1 nella 57. Non è rara nel Golfo alla superficie, quando vi giungono le correnti provenienti da strati più profondi.

*Typhloscolex Müllerii* W. Busch. Un solo esemplare nella retata 53. È specie conosciuta dall' Atlantico e dall' Oceano Indiano, e precedentemente è stata trovata a Napoli dall' ULIANIN che la descrisse col nome di *Sagitella barbata.*

*Lopadorhynchus Krohnii* Clp. Due giovani vennero pescati con la retata 38, ed un altro giovane anche con la 43. Si raccoglie spesso nel Golfo tanto alla superficie che alla profondità. Si è pescata pure a Messina.

*Lopadorhynchus brevis* Grube. Un esemplare giovane nella retata 43, 1 adulto nella 55, ed 1 nella 57. Nei mesi d'inverno e d'autunno si raccoglie spesso nel Golfo, filando 60—200 metri di cavo; nel Dicembre ne ho anche rinvenuti esemplari alla superficie. Il CHUN ne pescò un esemplare lungo 6 mm. ed un altro adulto, in Ottobre, a 1000 metri di profondità, nelle vicinanze dell' isola d'Ischia, ed un altro esemplare in Gennaio a 1200 metri con la rete a chiusura, anche nelle adiacenze del Golfo. Da Dicembre a Febbraio molto regolarmente appariscono nel Plankton, delle Trochosfere in diversi stadi e giovanissimi individui di *Lopadorhynchus Krohnii* Clp., mentre i medesimi stadii del *L. brevis* Grube si raccolgono con una certa incostanza.

*Pedinosoma curtum* Reibisch. Un solo esemplare di questa specie nella retata 49. Essa è nota da varii punti dell' Atlantico raccolta dal National. Io l'ho trovata in pochi esemplari nel mese di Febbraio, nel Plankton di superficie. Questo Lopadorhynchide, finora da nessuno citato dal Mediterraneo, è nuovo per il golfo di Napoli.

*Haliplanes isochaeta* Reibisch. Nella retata 50 si è trovato un esemplare di questa specie, descritta sul solo individuo pescato dal

Digitized by Google

National nel mare di Sargasso. L'esemplare pescato fuori Capri corrisponde alla descrizione che ne dà il REIBISCH[1] ed è lungo $2^1/_2$ mm. I due grossi cirri tentacolari dorsali sono molto sviluppati e raggiungono in lunghezza almeno la quinta parte di tutto l'animale. Per conseguenza anche questo genere è nuovo per il Mediterraneo.

*Phalacrophorus pictus* Greff. Nella retata 49 se ne rinvenne un pezzo, ed un individuo intero nella 50.

Esso è stato trovato nell' Oceano Indiano ed in varii punti dell'Atlantico. Il VIGUIER l'ha ritrovato nella baia d'Algeri. A Napoli non molto raramente vien raccolto in inverno ed in autunno alla superficie. Questa specie non era conosciuta del golfo di Napoli.

*Iospilus phalacroides* Vig. Quattro esemplari provenienti dalla retata 54a. Questo piccolo Anellide fu trovato nella baia d'Algeri e descritto dal VIGUIER[2], e poi da nessun altro più ritrovato nel Mediterraneo. Nel golfo di Napoli d'inverno e specialmente nel mese di Febbraio, esso in certe annate si è trovato molto di frequente nel Plankton di superficie, e talvolta anche in gran numero di esemplari.

Un Terebellide che non ho potuto identificare fu trovato nella retata 49 (1 esemplare) e nella 50 (1 esemplare).

Il più grosso era lungo 10 mm. e quasi certamente esso rappresenta una forma giovanile di una specie bentonica.

***Chetognati.*** *Sagitta magna* Lgrs. Un individuo lungo 60 mm. pescato con la retata 53, un altro lungo 50 mm. nella 54b, e 2 più piccoli nella 57. È specie assai rara che qualche volta si raccoglie nel Golfo, d'inverno ed in primavera, alla superficie. L'esemplare lungo 60 mm. è il più grande che si conosca della specie, alla quale gli autori assegnano la lunghezza massima di 41 mm[3]. Il GRASSI l'ha pescata a Messina; si conosce pure dall' Atlantico.

*Sagitta enflata* Grassi. Alcuni esemplari di questa specie si sono trovati nelle retate 40a, 41, 43, 49, 53, 54a, 54b e 57. È assai frequente nel Golfo e durante tutto l'anno si pesca nella zona profonda oltre i 50 metri di profondità. Nell' inverno si trova negli strati più superficiali, spintavi dalle correnti, e si pesca pure a Messina.

---

[1] J. REIBISCH, Die pelagischen Phyllodociden und Typhloscoleciden der Plankton-Expedition. 1895.

[2] C. VIGUIER, Etudes sur les animaux inférieurs de la baie d'Alger. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 4 1886.

[3] B. GRASSI, I Chetognati. in: Fauna Flora Golf. Neapel 5. Monogr. 1883 pag. 11.

Digitized by Google

*Sagitta lyra* Krohn. Numerosi esemplari se ne sono raccolti in quasi tutte le retate, con eccezione delle 40, 41 e 42, nelle quali non ne furono trovate. Essa vive d'ordinario oltre i 200 metri di profondità e raramente si vede alla superficie. È specie nota anche da Messina.

*Sagitta serratodentata* Krohn. Raccolta in varii individui in tutte le retate, eccettuate le 39b e 40. Il CHUN l'ha pescata con la rete a chiusura nel mese di Settembre dalla superficie fino a 1300 metri di profondità.

*Sagitta bipunctata* Q. G. Questa comunissima specie vive presso alla superficie e per conseguenza è stata sempre raccolta con le reti aperte in tutte le retate. Ciò coincide esattamente con quanto dice il CHUN di non averla mai trovata nel contenuto della sua rete a chiusura, quand' essa aveva pescata nelle profondità. È nota da Messina e dall' Oceano Atlantico.

***Enteropneusti.*** Una *Tornaria Krohnii* Speng. Si trovò nella retata 54a. Questa larva è stata pescata da me frequentemente nel Golfo, da Marzo fino a Maggio, filando 100 metri di cavo.

## Echinodermi.

Auricularia di *Synapta* sp. Varii esemplari furono pescati nella rete quantitativa dell' HENSEN con le retate 39b e 40b; un solo esemplare si raccolse nel Grande Bertovello colla retata 57. Queste larve si trovano in grande quantità durante tutto l'inverno nel Plankton littorale.

## Celenterati.

***Antomeduse.*** *Oceania conica* Esch. Una giovane nella retata 38. Questa specie si pesca nel Golfo d'inverno ed in primavera alla superficie, trasportatavi dalle correnti.

*Corymorpha nutans* Sars. Si rinvennero alcune meduse nella retata 40a; nel Golfo si raccoglie sovente alla superficie da Marzo fino a Maggio. La forma polipoide, finora sconosciuta nel Mediterraneo, è stata trovata da me nel golfo di Napoli, in un solo esemplare nell' Aprile 1893, sulla secca della Gajola a 35 metri di profondità.

*Eucope affinis* Ggb. Un solo esemplare nella retata 53. È forma assai frequente nel Golfo ed in altre località del Mediterraneo.

***Trachomeduse.*** *Rhopalonema velatum* Ggb. È stato rinvenuto in quasi tutte le retate. È specie che s'incontra comune

Digitized by Google

tanto alla superficie come nelle profondità, ove generalmente si raccolgono gli esemplari più grandi. Il CHUN anche l'ha pescato nel Golfo alla profondità da 100 fino 1300 metri.

*Aglaura hemistoma* Pér. Les. Un esemplare in ciascuna delle retate 41 e 49. Il CHUN ne ha raccolte a 1300 metri con rete a chiusura.

*Liriope eurybia* E. H. Alcuni esemplari nella pescata 41. Questa medusa, quantunque non sia stata raccolta con altre retate, è pertanto ordinariamente assai frequente nel nostro golfo alla superficie e nella profondità.

*Carmarina hastata* E. H. Tre giovani individui, uno nella retata 38 e due nella 40. È specie frequente alla superficie ed in profondità.

***Narcomeduse.*** *Aegineta flavescens* Ggb. Dei frammenti vennero pescati con la retata 40, ed un individuo completo con la 54a.

*Aeginopsis mediterranea* J. Müll. Nella retata 41 se ne rinvenne una larva. Il CHUN ha trovata la forma adulta, pescando fino a 1300 metri, e non è rara generalmente nel Plankton di profondità.

*Tetraplatia volitans* Busch. Di questa caratteristica forma si raccolse un solo esemplare nella retata 50. Essa si rinviene raramente nel Golfo, dove è stata pescata solo d'inverno nel Plankton di superficie. Inoltre si conosce di Messina e di Algeri.

***Sifonofori.*** *Diphyes Sieboldii* Köll. Questa specie è stata trovata in tutte le retate fatte dalla Maia eccetto che nelle 41 e 42, e piuttosto abbondante nella 56 e 57. Ciò che concorda con quello che dice il CHUN per questa specie, cioè che nessun altro animale pelagico è tanto comune dalla superficie fino a 1300 metri di profondità, come questo Calicoforide.

*Galeolaria aurantiaca* Vogt. Alcune campane natanti capitarono nella retata 38. Sovente questa specie è frequente pure alla superficie del Golfo.

*Abyla pentagona* Esch. Se ne sono pescati: un esemplare nella retata 38, varii nella 40a, 2 nella 49, 3 nella 50, 7 nella 55a, 1 nella 56. Sebbene non così frequente come il *Diphyes Sieboldii*, pure questo Sifonoforo si trova costantemente in tutte le varii profondità del Golfo. Talvolta in estate viene anche frequentemente raccolta alla superficie.

*Hippopodius luteus* Köll. Se ne pescarono dei frammenti nelle retate 40a, 43, 49, 50, 54a, 55 e 56. È specie che si trova come la



Digitized by Google

precedente tutto l'anno alla superficie; il CHUN ne ha raccolto le larve fino a 1200 metri di profondità.

*Monophyes gracilis* Cl. Varii individui nelle retate 49, 50 e 54a. Questa forma comunissima si trova durante tutto l'anno anche nel Plankton superficiale.

*Halistemma rubrum* Vogt. Varie campane natanti con la retata 41.

*Halistemma tergestinum* Cls. Campane natanti e tronco centrale nella 54a.

*Agalma Sarsii* Leuck. Varie campane natanti capitarono nella retata 50.

*Apolemia uvaria* Esch. Frammenti di colonie si pescarono con le retate 54b e 57.

Questi ultimi 4 Sifonofori si trovano nel nostro golfo assai frequenti alla superficie, trasportativi dalle correnti nei mesi invernali e di primavera, e di rado pure in autunno. Il CHUN ha raccolto pezzi di *Apolemia* alla profondità di 600—1200 metri nelle vicinanze di Capri e Ischia da Settembre a Ottobre.

*Velella spirans* Esch. In ciascuna delle retate 41, 50, 53 si è rinvenuto un esemplare della larva di questa specie misurante 1 mm. Nel medesimo periodo di tempo e nelle medesime località si vedevano galleggiare masse di questo Sifonoforo alla superficie.

***Ctenofori.*** Una sola volta nella retata 49 si sono raccolti varii individui adulti di *Euchlora rubra* Köll.

***Antozoi.*** Varie piccole larve di Actinide, poche di numero. capitarono nelle retate 38, 43, 54a, 55 e 57. Esse appartengono tutte ad una sola specie, la quale non si è potuto identificare.

## Protozoi.

***Rizopodi.*** *Globigerina bulloides* D'Orb.? Furono raccolti 6 esemplari nella retata 43, varii nelle 49, 50, 53, 54a, 56. Si trova spesso nel Plankton profondo e qualche volta pure abbondantemente.

*Orbulina universa* D'Orb. Varii esemplari si rinvennero nelle retate 43, 49, 50, 53, 54a, 56, ma mai abbondantemente.

***Radiolarii.*** *Collozoum inerme* E. H. Alcuni esemplari pescati con la retata 43. Molto probabilmente questa forma è stata raccolta in vicinanza della superficie, avendone io visti nel medesimo periodo molti che galleggiavano.

Digitized by Google

*Sphaeroxoum punctatum* J. Müll. Varii individui nella pescata 57. Questa forma come la precedente vive quasi sempre alla superficie.

*Thalassicolla pelagica* E. H. Ne capitarono 2 esemplari nella retata 40a, 1 nella 49, e 2 nella 54a.

*Aulacantha scolymantha* E. H. Se ne sono pescati sempre varii individui nelle retate, ma mai in gran quantità.

Questo Radiolario in certi anni si trova nel Golfo in quantità straordinaria. Nel Marzo 1898 esso era comunissimo nei pressi di Bocca Grande, mantenendosi sempre alla profondità di circa 100 metri, mentre in mezzo al Golfo ed in vicinanza della costa era rarissimo; dove poi a poco a poco si diffuse, sicchè nell' Aprile già si poteva raccogliere abbondantemente nella corrente littorale.

Il Borgert[1] dice che in Marzo e Aprile in certe giornate, l'*Aulacantha* si trova in quantità staordinarie nel Golfo, ma di già in Maggio diventa più rara; inoltre fa osservare che essa, quando apparisce nel Golfo, è dapprima frequente solo alla superficie, mentre dopo qualche tempo si raccoglie solo negli strati profondi. Ciò non coincide con quello che io ho osservato nel Marzo 1898.

*Acanthometra* sp. Varii individui nella 39b.

*Coelodendrum gracillimum* E. H. Nelle retate 49, 53, 54a, 54b si rinvennero varii esemplari; pochi invece nella 57a.

*Coelodendrum ramosissimum* E. H. Pochi individui si pescarono nella retata 54a.

*Spongosphaera streptacantha* E. H. Varii frammenti si rinvennero nella 49.

*Aulosphaera* sp. Un esemplare con la retata 54a.

Per le notevoli dimensioni delle maglie nel Grosso Bertovello, che fu la rete con la quale quasi esclusivamente si pescò nelle più grandi profondità, non fu possibile raccogliere minuti Protozoi che sfuggivano attraverso i fori delle maglie.

## Appendice.

### Materiale raccolto con la retata 58 nel fondo fangoso.

Con la retata 58 non si poterono raccogliere animali pelagici, perchè il Grosso Bertovello toccò il fondo e strisciando su di esso, si

[1] A. Borgert, Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speciell von *Aulacantha scolymantha* H. in: Z. Jahrb. Abth. Syst. 14. Bd. 1900.



Digitized by Google

riempì completamente di fango. Per questa retata si erano filati 1500 metri di cavo d'acciaio. Sebbene il sacco del Grosso Bertovello fosse costruito di un materiale apparentemente non molto forte, come la stamigna da ricamo, pur resistè al peso di circa una mezza tonnellata di materiale in esso contenuto, che fu stacciato a bordo della Maia ed esaminato. I risultati delle ricerche fatte in questa massa fangosa non furono meno interessanti di quelle planktoniche, perchè in essa furono trovati i seguenti animali.

***Molluschi.*** *Syndesmia alba* Recl., tre esemplari viventi. Questa specie non è rara nel Mediterraneo e trovasi spesso nel contenuto intestinale della *Chimaera monstrosa* L. (MONTICELLI).

*Cleodora pyramidata* L. e *Atlanta Peronii* Les. Varie conchiglie cadute sul fondo senza dubbio dagli strati d'acqua superficiali.

***Crostacei.*** *Geryon tridens* Kr. Un bellissimo esemplare col cefalotorace della larghezza di 25 mm. Questa specie era finora nota nel Mediterraneo solo dal mare di Nizza, dove fu pescata dal Travailleur in acque molto profonde; per conseguenza è forma nuova per il golfo di Napoli.

*Apseudes grossimanus* Norman. Due esemplari, uno lungo 10 mm., e l'altro solo 8 mm.; essi coincidono con la descrizione data dal NORMAN di questa specie, che è molto caratteristica per avere a differenza delle altre il rostro tridentato. È nota dalle coste della Norvegia e di quelle dell' Irlanda e del Portogallo, dove è stata raccolta fino alla profondità di 740 braccia. Finora non era stata mai pescata nel Mediterraneo; è quindi forma nuova per questo mare.

*Rhachotropis Grimaldii* Chvrx. Un esemplare lungo 8 mm. Questa specie descritta su esemplari dragati dall' Hirondelle al largo del Capo Finisterre a 510 metri di profondità non era stata finora da altri ritrovata. È quindi di non poca importanza l'averla pescata ora nel Mediterraneo.

***Echinodermi.*** *Ankyroderma musculus* Risso. Un individuo lungo 15 mm. Grossi esemplari di questa Oloturia si sono pescati nei fondi fangosi, profondi diverse centinaia di metri, al largo della spiaggia di Cuma.

*Echinocardium* sp. Due piccoli individui lunghi 4—5 mm.

***Vermi.*** *Echiurus* sp. Un esemplare della lunghezza di 5 mm.; in esso si vedono già assai bene i due uncini anteriori e le serie posteriori di setole a stiletti.

Digitized by Google

Il rinvenimento di un Echiuride nel Mediterraneo è molto interessante, perchè finora nessuno ne ha raccolti in questo mare, mentre le larve pelagiche (*Trochosphaera*) attribuite al detto genere, sono assai frequenti nel Plankton, da Gennaio a Marzo.

*Ochnesoma Steenstrupii* Kor. Dan. Cinque esemplari di questa specie, che è stata pescata altre volte nel Mediterraneo in profondità variabili da 500 a 1000 metri; essa è conosciuta pure delle coste della Norvegia e dell' Atlantico.

*Terebellides Stroemii* Sars. Un esemplare. Questa specie è frequente nei fondi a sabbia fina, poco distanti dalla costa e profondi circa 40 metri.

*Lumbriconereis* sp. Due esemplari.

*Glycera* sp. Un esemplare.

Inoltre in questo materiale fangoso si sono trovati altre forme di Anellidi, non conosciute da minori profondità, e che non ho potuto identificare.

***Protozoi.*** *Biloculina sphaera* D'Orb. Due esemplari di questa specie, la quale è stata raccolta finora solamente sulle coste americane. È quindi la prima volta che questo animale vien dragato nel Mediterraneo.

L'aver trovati in questa sola pesca di fondo degli animali così interessanti, ed in maggior parte nuove per il golfo di Napoli, e fra essi, quattro nuovi del tutto per il Mediterraneo, dimostra che come per il Plankton profondo, così anche per le pesche di fondo, si è fatto fino adesso assai poco, e quanto da queste come da quelle sia da aspettarsi.

## Risultati generali.

Dalla precedente enumerazione delle forme raccolte dal Maia nelle adiacenze del golfo di Napoli, e da quelle raccolte dal Chun nel 1886, si può arguire della ricchezza e varietà del Plankton profondo del Mediterraneo, o per essere più precisi, di una parte di esso. Ed i risultati ottenuti dimostrano ancora quanto sia da aspettarsi da ricerche condotte per lo studio del Plankton, intorno al quale così nel Mediterraneo come nell' Atlantico assai poco si è fatto.

Nel Mediterraneo, pur troppo, gli studii planktonici sono assolutamente al loro inizio. Se si eccettuano le pesche fatte dal Chun nel golfo di Napoli e sue adiacenze, quelle della Pola-Expedition

Digitized by Google

eseguite nel Mediterraneo orientale, e gli studii del LOHMANN sul Plankton dello stretto di Messina, non vi sono stati altri tentativi di tali ricerche, prima di quelle ora eseguite dal Maia e che furono portate a termine con mezzi assai semplici.

Gli studii dello SCHÜTT e dello SCHRÖDER sul Phytoplankton del golfo di Napoli, sebbene molto interessanti, per essere stati eseguiti durante un solo periodo dell' anno e relativamente a poca profondità, non ci danno un' idea chiara della diffusione di queste minute alghe nelle varie zone batimetriche. Però ci dimostrano che questi minuti organismi vegetali sono simili o quasi a quelli viventi in alcune zone dell' Atlantico.

Delle 27 specie nuove per il Mediterraneo pescate dal Maia 23 appartengono alla fauna planktonica e 4 alla fauna bentonica.

Con pochissime eccezioni, quasi tutte le 23 specie planktoniche si conoscono pure dall' Atlantico. Il LOHMANN, su 26 specie di Appendicularie pescate nel Plankton dello stretto di Messina, ne ha riconosciute 21 come appartenenti alla fauna dell' Atlantico. Ciò fa pensare che, continuando le esplorazioni pelagiche profonde, potranno trovarsi molte altre forme comuni ai due mari. Il contributo che hanno dato le pesche del Maia a questo riguardo, per quanto piccolo possa essere, dimostra sempre di più di quanto già si conosceva, che una gran parte delle forme planktoniche profonde del Mediterraneo sono comuni all' Atlantico. Cio che toglie argomento alle discussioni sulla difficoltà della comunicazione fra i due mari ed al pregiudizio che si aveva, che le forme dell' Atlantico non potessero vivere nel Mediterraneo, per la differenza di temperatura dei loro fondi, da attribuirsi alla barriera di Gibilterra, la quale appunto impedirebbe lo scambio delle acque profonde, più fredde nell' Atlantico, e lo permetterebbe solo agli strati superficiali.

Per le pesche fatte dal Maia si è costatato ancora ciò che del resto si supponeva, che anche nel mese di Aprile vi è del Plankton profondo fino alla profondità di circa 1300 metri, e che questo Plankton contiene una quantità di forme, che non si erano ancora rinvenute nelle pesche fatte anteriormente.

I principali risultati ottenuti da queste pesche sono i seguenti.

Si è pescato per la prima volta con la rete pelagica, ed a distanza di circa 9 chilometri dalla costa un esemplare di *Leptocephalus brevirostris* (larva dell' *Anguilla vulgaris*). Questo fatto, come

Digitized by Google

ho di già detto, è di grande importanza per la storia dello sviluppo dell' *Anguilla* d'acqua dolce, nel mare.

Inoltre, per la prima volta, si sono catturati nelle vicinanze del golfo 4 Scopelidi differenti e cioè: il *Chauliodus Sloanii*, lo *Scopelus Rissoi*, lo *S. crocodilus*, e 157 esemplari di *Cyclothone microdon*, il quale finora non era conosciuto dal Mediterraneo; è degna di nota una larva di Scopelide, che potrebbe appartenere a quest' ultima specie. Molto probabilmente il *C. microdon* dovrà ritenersi come la larva del *Gonostoma denudatum*.

Sui Tunicati ed i Molluschi pelagici raccolti, non vi è molto da osservare; tra i primi fanno difetto le grosse Appendicularie (*Stegosoma* e *Megalocercus*), raccolte dal CHUN.

I Crostacei hanno dato una quantità di forme importanti, e più specialmente gli Schizopodi, gl' Isopodi, e gl' Hyperidi. Il CHUN con tutte le sue retate profonde, ha pescato solamente 4 esemplari di *Sergia magnifica*, mentre con le 17 eseguite dal Maia se ne son raccolti non meno di 47 individui. La *Sergia Clausii*, descritta dal KÖNIG e raccolta dalla Pola-Expedition, non è altro che la *S. magnifica* del CHUN. Molto importante è stata la raccolta di 32 esemplari di *Amalopeneus elegans*, specie finora conosciuta dal Mediterraneo solo per 6 esemplari spinti dalla corrente alla superficie dello stretto di Messina, e di un esemplare di *Pasiphaea sivado* anche finora non conosciuta nè del Golfo, nè delle sue adiacenze.

Anche le due forme larvali *Diaphoropus* e *Oodeopus*, appartenenti la prima all' *Alpheus ruber* e la seconda al genere *Calocaris*, non erano note nel Mediterraneo.

In queste pescate non fu mai raccolta la *Myersia clavigera*, considerata dal CHUN come forma adulta, mentre essa non è che lo stadio misidiforme di un Crostaceo macruro appartenente alla tribù dei Polycarpidi.

Non meno di 4 Schizopodi nuovi per il Mediterraneo sono stati tirati su da una profondità di almeno 1000 metri; essi sono il *Brutomysis Vogtii* (un solo esemplare) del quale se conosceva solo un esemplare pescato dal CHUN nei pressi di Madera, la *Thysanopoda obtusifrons* (315 esemplari), la *Nyctiphanes norvegica* (4 esemplari) e l'*Euphausia gibba* (45 esemplari). Tutte e quattro specie conosciute solo dell' Atlantico. Inoltre si sono trovati 255 esemplari di varie specie del genere *Nematoscelis*, e 24 *Stylocheiron mastigophorum*, forme ritenute dal CHUN come abissali.

È importante ancora fra gli Schizopodi, la cattura di 2 esem-

Digitized by Google

plari ♀ di *Arachnomysis Leuckartii*, forma molto rara descritta dal CHUN, il quale ne conosceva solamente il ♂. Il fatto di numerosi esemplari di Schizopodi appartenenti alla medesima specie e pescati con la stessa retata, come ad esempio le 200 *Thysanopoda* nella 43, le 600 *Euphausia* nella 50, e le 120 *Nematoscelis* nella 43, dimostrano sempre di più che questi animali vivono in grandi stuoli d'individui.

Come ho detto, anche gl' Isopodi hanno dato un importante contingente di forme, fra le quali 5 specie completamente nuove per il Mediterraneo. Tra queste l'*Eurydice pulchra* dei mari nordici, e tre Epicaridi parassiti, cioè: l'*Heterophryxus appendiculatus* sull' *Euphausia pellucida*, il *Branchiophryxus nyctiphanae* sulla *Nyctiphanes norvegica* ed una nuova specie di *B.* parassita dell' *Euphausia gibba.*

Si è trovato assai comunemente in quasi tutte le retate il genere *Microniscus* parassita dei Copepodi liberi, e che io non trovo citato da alcuna località del Mediterraneo.

La maggiore importanza, senza dubbio, hanno tra i Crostacei del Maia gl' Hyperidi. Delle 22 specie raccolte non meno di 8 sono nuove per il Mediterraneo, e tra queste l'*Hyperia promontorii* conosciuta finora dai pressi del Capo di Buona Speranza, l'*H. Luzonii* raccolta solamente nel Pacifico, e l'*Eupronoë minuta* dei mari del Sud. La *Streetsia Stebbingii*, pescata tra le Azzorre e Terranova, in due soli esemplari lunghi 12 mm., è stata catturata fuori Capri nella retata 50 ed era lunga 27 mm. La *Scina cornigera*, l'*Hyperia schizogeneios*, *Parascelus* sp. non si erano mai catturati nè nel Golfo, nè nelle sue adiacenze.

È degno di osservazione il fatto che in tutte le 17 retate non si è mai catturata la *Phronimella elongata* Cls., che, secondo il CHUN, ed anche secondo ciò che si è sempre costatato, nelle continue pescate fatte dal personale della Stazione Zoologica, è comune in tutte le varie zone del Plankton profondo.

Tutti gli Ostracodi pelagici enumerati dal W. MÜLLER nella sua Monografia sono stati raccolti dal Maia. Le diverse specie sono tipiche per determinate zone batimetriche, e si può affermare con una certa sicurezza che la *Conchoecia magna* è una forma abissale.

Quanto ai Copepodi va ricordato il rinvenimento della *Euchaeta spinosa* in quasi tutte le retate profonde fatte filando 1500 metri di cavo metallico, mentre nessuna se ne è raccolta quando si è filato meno cavo; questo fatto è importante, perchè dà la quasi certezza

Digitized by Google

che essa è una forma abissale. Il GIESBRECHT ne ha studiati solo tre esemplari ♀, mentre nelle adiacenze di Capri se ne son catturati non meno di 16 esemplari, e tra essi molti ♂.

La quantità di esemplari appartenenti all' *Eucalanus elongatus* pescati con la retata 49, e quella di *Hemicalanus longicornis* con la retata 54b, e l'immenso numero di *Setella gracilis* raccolte con la 39b, dimostrano che questi animali vivono a sciami numerosi.

È degna di nota la cattura, nella retata 50, di un Nauplius che coincide con quello raccolto dal National in un solo esemplare nei pressi di S. Vincenzo (Atlantico) e descritto dall' HANSEN, il quale crede che esso appartenga ad un Cirripedo anomalo.

Tra gli Anellidi è importante il rinvenimento di un bellissimo Polynoide pelagico identificato con la *Nectochaeta Grimaldii* del MARENZELLER. Questa fragilissima forma era nascosta in un *Abyla* e perciò ottenuta in ottime condizioni. L'unico esemplare conosciuto fu pescato dal principe di MONACO nell' Atlantico a circa 2000 metri di profondità.

I varii esemplari di *Callixonella lepidota* var. *Krohnii* raccolti nelle diverse retate mostrano un interessante dimorfismo sessuale non conosciuto finora, avendo i maschi una serie di organi laterali (forse organi fosforescenti), che mancano del tutto nella femmina.

Il genere *Tomopteris* tipico del Plankton profondo è stato trovato nelle due specie, e cioè *T. Kefersteinii*, della quale secondo l'APSTEIN è sinonimo la *T. elegans* del CHUN, e *T. euchaeta*. Ho potuto costatare il contrario di ciò che ha osservato il CHUN circa la loro diffusione nel Golfo, perchè la *T. Kefersteinii* è stata durante tutto il mese di Aprile comunissima nella zona esplorata, mentre la *T. euchaeta* si è trovata sempre in pochi esemplari. Queste variazioni nella diffusione di alcune forme pelagiche, a secondo delle stagioni, meritano di essere studiate di proposito.

Inoltre fra i piccoli Anellidi vanno notati il *Pedinosoma curtum* e l'*Haliplanes isochaeta*, il primo pescato con la retata 49, ed il secondo con la 50, entrambi nuovi per la fauna mediterranea. Due altri minuti Anellidi, il *Jospilus phalacroides* ed il *Phalacrophorus pictus*, non erano stati mai citati per le adiacenze del golfo di Napoli.

Si è costatato che i Chetognati vivono in profondità determinate, e questo fatto è d'accordo con ciò che aveva anche osservato il CHUN. La specie che raggiunge la massima profondità sembra che sia la *Sagitta magna*.

Digitized by Google

Circa i Celenterati vi è relativamente poco da osservare, oltre il fatto che concorda perfettamente con ciò che ha osservato pure il CHUN, che cioè la *Diphyes Sieboldii* vive in tutte le zone del Golfo, dalla superficie fino a 1300 metri. Anche la cattura di varii frammenti appartenenti a grossi Sifonofori: *Apolemia uvaria*, *Agalma Sarsii*, *Halistemma rubrum*, dimostra che nella primavera questi animali non solo trovansi alla superficie trasportativi dalle correnti, ma possono vivere pure nelle zone profonde.

Il rinvenimento di un esemplare di *Tetraplatia volitans* con la retata 50 fa sorgere il dubbio se essa sia pure una forma abissale.

Merita poi di essere ricordato il fatto che in tutte le retate eseguite solo una volta (con la 49) si sono ottenuti dei Ctenofori rappresentati dall' *Euchlora rubra*.

Riguardo ai Protozoi devo osservare solo che sono d'accordo con le conclusioni del BRANDT circa il genere *Coelodendrum*, che difatti vive ordinariamente nelle zone profonde oltre i 500 metri, mentre non posso dire lo stesso riguardo l'*Aulacantha*, trovandosi invece essa diffusa dalla superficie fino alla più grandi profondità finora esplorate del Golfo.

Sebbene tutte le retate del Maia siano state eseguite con reti planktoniche aperte, eccetto la 42, che fu fatta con la propella del PALUMBO, modificata dal PETERSEN, pure con una grande probabilità di certezza, si possono determinare quali sono i principali animali appartenenti alla fauna abissale, e ciò basandomi sul fatto che essi non sono stati mai pescati a profondità minore di 500 metri, o se pure, rarissimamente, e che essi sono di già conosciuti come tali da altre località.

Per conseguenza si devono annoverare fra gli animali abissali le seguenti specie.

Pesci: *Scopelus Rissoi*, *S. crocodrilus*, *Cyclothone microdon*, *Chauliodus Sloanii*.

Crostacei decapodi: *Amalopenaeus elegans*, *Pasiphaea sivado*, *Sergia magnifica*.

Schizopodi: *Euphausia pellucida* adulta, *E. gibba*, *Nyctiphanes norvegica*, *Thysanopoda obtusifrons*, *Nematoscelis* sp., *Stylocheiron mastigophorum*.

Isopodi: *Eurydice pulchra*, *Heterophryxus appendiculatus*, *Branchiophryxus nyctiphanae*, *B.* n. sp.

Hyperidi: *Scina Rattrayi*.

Digitized by Google

Ostracodi: *Conchoecia magna.*

Copepodi: *Euchaeta spinosa.*

Anellidi: *Nectochaeta Grimaldii.*

Chetognati: *Sagitta magna.*

Radiolarii: *Coelodendrum* sp.

Riassumendo i risultati finora esposti, le seguenti 33 specie pelagiche pescate dal Maia sono nuove per il golfo di Napoli e sue adiacenze.

Pesci: *Scopelus crocodrilus*, *S. Rissoi*, *Cyclothone microdon*, *Chauliodus Sloanii.*

Crostacei decapodi: *Amalopenaeus elegans*, *Pasiphaea sivado*, *Diaphoropus* (larva misidiforme di *Alpheus ruber*), *Oodeopus* (larva misidiforme di *Calocaris* sp.).

Schizopodi: *Brutomysis Vogtii*, *Thysanopoda obtusifrons*, *Nyctiphanes norvegica*, *Euphausia gibba.*

Isopodi: *Eurydice pulchra*, *Heterophryxus appendiculatus*, *Branchiophryxus nyctiphanae*, *B.* n. sp., *Microniscus* sp.

Hyperidi: *Scina cornigera*, *S. Rattrayi*, *Vibilia armata*, *Hyperia schizogeneios*, *H. promontorii*, *H. Luxonii*, *Hyperioides longipes*, *Parascelus* sp., *Eupronoë minuta*, *Streetsia Stebbingii.*

Cirripedi: Nauplius di Cirripedi anomali.

Anellidi: *Nectochaeta Grimaldii*, *Pedinosoma curtum*, *Haliplanes isochaeta*, *Jospilus phalacroides*, *Phalacrophorus pictus.*

Le seguenti 23 specie pelagiche risultano nuove per il Mediterraneo.

Pesci: *Cyclothone microdon.*

Crostacei decapodi: *Diaphoropus*, *Oodeopus* (larve misidiformi).

Schizopodi: *Brutomysis Vogtii*, *Thysanopoda obtusifrons*, *Nyctiphanes norvegica*, *Euphausia gibba.*

Isopodi: *Eurydice pulchra*, *Heterophryxus appendiculatus*, *Branchiophryxus nyctiphanae*, *B.* n. sp., *Microniscus* varie specie.

Hyperidi: *Scina Rattrayi*, *Vibilia armata*, *Hyperia promontorii*, *H. Luxonii*, *Hyperioides longipes*, *Eupronoë minuta*, *Streetsia Stebbingii.*

Cirripedi: Nauplius di un Cirripedo anomalo.

Anellidi: *Nectochaeta Grimaldii*, *Pedinosoma curtum*, *Haliplanes isochaeta.*

Inoltre dalla retata 58, che pescò del fango, risultano ancora nuove per il Golfo le seguenti 6 specie bentoniche.

Crostacei decapodi: *Geryon tridens.*

Digitized by Google

Isopodi: *Apseudes grossimanus.*
Gammarini: *Rhachotropis Grimaldii.*
Gefirei: *Ochnesoma Steenstrupii, Echiurus* sp.
Foraminiferi: *Biloculina sphaera.*

E le seguenti 4 specie anche bentoniche risultano nuove anche per il Mediterraneo.

Isopodi: *Apseudes grossimanus.*
Gammarini: *Rhachotropis Grimaldii.*
Gefirei: *Echiurus* sp.
Foraminiferi: *Biloculina sphaera.*

Per il CHUN l'*Euphausia pellucida* non sarebbe una forma abissale, ma una forma tipica batimetrica; però, come ho dimostrato parlando di questa specie, gli adulti (almeno per il Golfo e sue adiacenze) vivono costantemente nelle profondità; mentre le uova, le larve e gli stadii giovanili si trovano invece alla superficie. E ciò che ho detto per questa specie, si costata anche per altre forme animali, come p. e. l'*Amalopenaeus elegans*, varii Sergestidi ed alcuni Scopelidi, che sono forme di profondità allo stato adulto, mentre le loro forme larvali si trovano sempre alla superficie. Anche tra i Copepodi, il GIESBRECHT costata un fatto analogo, e cioè che nelle femmine le uova già avanti nello sviluppo si staccano dalla madre, ed essendo più pesanti dell' acqua cadono verso il fondo; ma non appena sguscia da esse il Nauplius, questo si dirige subito verso gli strati superficiali, ove si trasforma in animale adulto.

Le pesche fatte dal Maia a grandi profondità hanno richiamato alla mia attenzione, fra i molti problemi che si devono ancora risolvere nello studio del Plankton, più particolarmente quello sulla esatta determinazione delle profondità alle quali vengono pescati i componenti del Plankton profondo, per stabilire con esattezza le varie zone dove essi vivono. La ragione principale, secondo me, per la quale è stato ed è sempre difficile di stabilire un habitat preciso alle forme pelagiche profonde, o anche di assegnar loro una zona, come che sia estesa batimetrica, deve attribuirsi al fatto che esse ora sono state pescate nella loro profondità abituale, ora in strati più superficiali trasportatevi dalle correnti. È pertanto necessario che, oltre l'uso di perfette reti a chiusura, si abbia cura di eseguire queste ricerche esclusivamente in quelle zone di mare riconosciute in precedenza libere di qualunque azione delle correnti sottomarine.

E giacchè mi trovo a parlare di reti debbo ancora richiamare

Digitized by Google

l'attenzione sul fatto che per lunga pratica ho costantemente deplorato nell' uso di tutti gli apparecchi per la pesca del Plankton, sia a chiusura che aperti, che la corda che trascina gli apparecchi nell'acqua, rappresenta una sentinella avanzata, che con le sue vibrazioni nella linea d'acqua che dev' essere solcata dall' apparecchio, dia l'allarme, facendo in tal guisa scappare via tutte quelle forme pelagiche munite di un qualunque sistema di locomozione un po' rapida.

Sono sicuro che per questa ragione una quantità di forme abissali, o pelagiche profonde, ci sono finora perfettamente sconosciute; e con un tal sistema di pescare le forme agilissime non si potranno mai catturare, o saranno prese rarissimamente. Sarebbe quindi assai desiderabile per eliminare questo inconveniente, di studiare delle opportune modificazioni agli apparecchi ora in uso, facendo in modo che, per pescare, essi trascinino la corda, sia per il proprio peso, cadendo in direzione verticale, sia mossi da un qualsiasi congegno andando in direzione orizzontale, cosicchè la corda servirebbe solo a ritirarli su alla superficie.

## Alcune considerazioni generali sul Plankton del Golfo di Napoli.

I risultati delle pesche fatte nel golfo di Napoli e sue adiacenze dalla Maia, messi in relazione con quelli precedentemente ottenuti dal CHUN, e coordinati con le osservazioni continuate da me nella Stazione Zoologica sul Plankton del golfo di Napoli, mi hanno condotto ad alcune considerazioni generali sulla distribuzione di questo, così dal punto di vista batimetrico che corografico.

Distinguo nel Plankton del Golfo un Plankton superficiale o littorale che corrisponderebbe al neritico di HAECKEL, ed un Plankton di profondità che equivale a quello detto dall'HAECKEL Plankton oceanico.

### Plankton superficiale.

Il Plankton superficiale o littorale si raccoglie in tutto l'anno nella zona costiera che si estende da dove il mare ha pochi metri di profondità fin dove esso raggiunge circa 50 metri, ed al largo nella falda d'acqua che va dalla superficie fino a circa 20—30 metri di profondità. La temperatura dell' acqua nella zona del Plankton superficiale oscilla tra i 13° ed i 26°.

Questo Plankton è assai abbondante, specialmente nelle correnti littorali, perchè esso vi si raccoglie, trascinatovi dal movimento del-

Digitized by Google

l'acqua che è prodotto dagli ordinarii venti locali. Il Plankton superficiale è formato principalmente dalle uova galleggianti e dalle larve pelagiche di animali bentonici della costa o che vivono a poca profondità, e da forme libere nuotanti appartenenti ad alcuni di essi (meduse d'Idroidi). Sono componenti tipici principali di questo Plankton le seguenti forme pelagiche: la *Salpa democratica* (che può mancare in certi anni), piccole Appendicularie, piccoli Copepodi dei generi *Euchaeta*, *Temora*, *Oncaea*, *Oithona*, *Corycaeus*, *Acartia* etc., *Evadne*, *Sagitta bipunctata*, e varie forme di Acanthometridi e Collozoidi. Vi appartengono pure quelle poche forme di più grandi dimensioni che vivono sempre alla superficie, come ad esempio l'*Eucharis multicornis*.

Inoltre nel Plankton superficiale vi sono rappresentati in enorme quantità i Protofiti, alcuni Metafiti, nonchè moltissimi Infusorii (Tintinnidi) che vi brulicano durante tutto l'anno. Anzi, nei mesi da Agosto fino a Dicembre la massa d'acqua littorale, nelle adiacenze della costa, è resa torbida da una enorme quantità di Diatomee del genere *Chaetoceras*, le quali spariscono in gran parte coll' apparire delle prime burrasche invernali.

Le forme più comuni di Protofiti che si trovano in questa zona, sono le seguenti: Diatomee del genere *Chaetoceras*, *Rhizosolenia*, *Pyxilla*, *Climacidium*, *Hemiaulus*; Murraycytee del genere *Pyrocystis*, e i Peridinei dei generi *Ceratium* e *Peridinium;* sovente si trova pure molto comune l'*Halosphaera viridis* (inverno e primavera).

Nel Plankton superficiale sovente si osserva il prevalere fra i suoi componenti di una sola forma per numero d'individui; si ha così ciò che l'Haeckel chiama Plankton monotono. Gli animali che più frequentemente contribuiscono a determinare questo Plankton monotono sono i seguenti: *Salpa democratica*, giovani *Oikopleura*, *Fritillaria*, Veliger di *Spirialis rostralis*, *Creseis acicula*, Veliger di Lamellibranchi, Zoee di Crostacei decapodi, piccole larve di *Squilla* e di *Euphausia*, Copepodi dei generi *Anomalocera*, *Antaria*, *Acartia*, *Euchaeta*, *Temora*, Nauplius di *Balanus*, *Evadne*, varie larve di Spionidi, *Sagitta bipunctata*, e talvolta ancora giovani di *Bolina hydatina*, le meduse dell' *Obelia geniculata*, varie forme di Sphaerozoidi ed alcuni Acanthometridi.

Nel Plankton superficiale che si raccoglie specialmente nelle correnti littorali, vivono costantemente le larve pelagiche degli animali bentonici littorali, che solo per eccezione possono talvolta trovarsi diffuse in altri strati dell' acqua media e profonda del Golfo.

Digitized by Google

Questo fatto della localizzazione è in relazione coll' habitat normale degli animali littorali, perchè le loro larve (Veliger, Nauplius, Trochosphaera, Pluteus e simili) vivendo pricipalmente nelle correnti littorali, si mantengono sempre in vicinanza della costa, cosicchè, quando avviene la metamorfosi nella forma giovane definitiva, questa o cade proprio lungo la costa, o poco distante da essa, in guisa che facilmente può giungere al punto dove trova le condizioni favorevoli per completare il suo sviluppo e raggiungere lo stato adulto.

E che la cosa sia così è dimostrato ancora dal fatto che tanto le pesche fatte nelle profondità dal CHUN col Johannes Müller nel 1886, come in quelle eseguite dal Maia non si sono mai trovate forme larvali appartenenti ad animali bentonici littorali. Pertanto non sono del tutto da escludersi casi in cui alcune di queste larve possono per cause eventuali uscire fuori dalla zona dell' habitat loro normale.

La permanenza normale di questi organismi larvali e adulti negli strati del mare molto ricchi di luce si spiega per effetto dell' eliotropismo positivo, tanto diffuso nella maggior parte di essi.

Tanto i componenti vegetali, che quelli animali del Plankton superficiale variano secondo la stagione, e ciò molto probabilmente è dovuto oltre a cause biologiche, in parte al cambiamento di temperatura della falda d'acqua dove essi vivono.

Siccome specialmente in primavera si svolge il periodo della riproduzione di molti animali marini, così in quest' epoca il Plankton superficiale è molto ricco di forme larvali. In alto mare poi, in detta zona vivono forme superficiali particolari, che non possono esistere in vicinanza della costa, perchè verrebbero facilmente spinte dal vento contro di essa, come avviene nei casi di fortissimi venti di S. E. e di S. O. Fra queste forme si notano *Janthina bicolor* Menke, la *Velella spirans* Esch., la *Porpita mediterranea* Esch., la *Pelagia noctiluca* Pér. Les. e varii Copepodi dei generi *Pontella* e *Anomalocera*.

## Plankton profondo.

In mezzo al Golfo a due a tre chilometri lontano dalla costa, dove il mare raggiunge una profondità di circa 50 metri, a Bocca Grande, ed intorno alle isole di Capri, Procida, Ischia, ed al gruppo Pontino, dove il mare raggiunge almeno tale profondità, si raccoglie costantemente in tutto l'anno, pescando in una profondità di 20—30 metri e oltre, un Plankton, che ha tutti i caratteri di quello

Digitized by Google

oceanico dell' HAECKEL; ed è quello che per semplicità ho distinto col nome di Plankton profondo.

Basta di fatti pescare con qualunque rete nelle dette profondità per raccogliere in tutte le stagioni una massa straordinaria di forme pelagiche che ricordano per tutto l'insieme quelle che s'incontrano nel Plankton dei grandi Oceani.

L'esistenza di questo Plankton delle acque profonde del Golfo fu riconosciuta nel Giugno 1886 da me, insieme al RAFFAELE, in occasione di alcune pesche profonde fatte in mezzo al Golfo, con grosse reti aperte da Plankton, per raccogliere forme larvali di Teleostei. Con nostra meraviglia, ritirando una tale rete dalla profondità di 60 metri, essa giunse alla superficie ripiena di quegli animali pelagici, che noi conoscevamo solamente, perchè raccolti alla superficie, nelle pesche fatte in inverno ed in primavera.

Dopo alcuni mesi il CHUN, che già molto tempo prima aveva pescato degli esemplari di *Beroë* e delle larve di *Cestus* a circa 100 metri di profondità, fece una crociera nel Golfo e sue adiacenze, col vaporetto della Stazione Zoologica Johannes Müller durante l'Agosto ed il Settembre, per eseguire delle pesche pelagiche in profondità. In questa crociera, il CHUN si spinse fino al gruppo Pontino e, con una serie di pescate fatte a diverse profondità, dimostrò l'esistenza nelle acque esplorate di una fauna pelagica che raggiunge i 1400 metri di profondità. Egli, entusiasmato dalla ricchezza straordinaria delle forme viventi negli strati profondi, a pag. 48 del suo lavoro, scrive: »Als ich zum ersten Male am 9. September acht Seemeilen westlich von den Ponza-Inseln aus 1300 Meter Tiefe das Netz zog, da war die Überraschung über den geradezu erstaunlichen Reichthum der Tiefe an pelagischen Formen nicht gering. Kleine craspedote Medusen, Venusgürtel, Diphyiden, Tomopteriden, Sagitten, Alciopiden, zahllose Copepoden, die Stylocheiron, Larven von Dekapoden, Appendicularien, Pteropoden und kleine durchsichtige Cephalopoden; das Alles drängt und treibt sich in regem Gewimmel durch einander.«

Nel Plankton profondo si trovano come componenti principali i seguenti animali: le uova, le larve e le forme galleggianti (meduse di Idroidi) degli animali bentonici profondi; l'*Aulacantha scolymantha*, le Meduse appartenenti al sottordine delle Aplomorfe, tutti i Sifonofori, Ctenofori, grosse Sagitte, Alciopidi e Tomopteridi, Crostacei decapodi, Schizopodi, Hyperidi, Copepodi, Ostracodi, Pteropodi, Heteropodi, alcuni Cefalopodi, Appendicularie, Doliolidi, Salpe, e Teleostei pelagici. Mi limito solo all' enumerazione di questi tipi

Digitized by Google

principali, perchè è quasi impossibile dare un elenco di tutte le forme che s'incontrano abitualmente o occasionalmente nel Plankton profondo, essendo il numero di esse straordinariamente grande.

Esaminando la quantità enorme di Plankton raccolto dal CHIERCHIA durante il viaggio della Vettor Pisani attorno al mondo, che è passato varie volte per le mie mani (avendo io dovuto attendere alla scelta dei suoi componenti per farne la distribuzione agli specialisti), sono stato colpito dal fatto che i suoi componenti ordinarii erano gli stessi o molto simili di quelli del Plankton profondo, che si pesca durante tutto l'anno nel golfo di Napoli. Con ciò, pertanto, non intendo di dire che vi sieno proprio le stesse specie di animali, ma voglio solo mettere in rilievo che tanto nell' uno, quanto nell'altro Plankton, si trovano forme equivalenti delle rispettive famiglie ed ordini, cioè che nel Plankton del Golfo trovansi rappresentati degli elementi del Plankton oceanico raccolto dal CHIERCHIA.

Molti obietteranno che non tutte, anzi molte forme conosciute nell' Oceano non si trovano nelle acque del Mediterraneo, e viceversa. A questa obiezione, senza escludere del tutto la possibilità che un certo numero di forme si sia adattato a vivere solamente in uno dei due mari, si può facilmente rispondere che l'esplorazione dei mari dal lato planktonico è al suo inizio, e quindi sulla distribuzione degli animali del Plankton si può dire nulla di sicuro; che anzi, come hanno provato le ricerche del Maia, ogni volta che si eseguono nuove pesche profonde, si raccolgono sempre delle forme comuni tanto al Mediterraneo, che all' Oceano.

Come il Plankton superficiale, così anche quello profondo sovente può assumere un carattere monotono. I principali animali che per la loro prevalenza nel Plankton profondo del Golfo e sue adiacenze, concorrono a dare a questo il carattere monotono, sono i seguenti: *Aulacantha scolymantha*, *Thalassicolla pelagica*, *Diphyes Sieboldii*, *Liriope exigua*, *Carmarina hastata* juv., *Sagitta enflata*, *Alciopa Cantrainii*, giovani *Euphausia pellucida*, diverse Zoee di Crostacei decapodi, grosse larve di *Squilla*, grandi Copepodi (*Eucalanus*, *Hemicalanus*, *Euchaeta acuta* ecc.), *Hyalocylis striata*, *Pterotrachea mutica*, *Doliolum* diverse specie, *Oikopleura cophocerca* (grossi esemplari), *Salpa fusiformis* e spesso anche *S. democratica*. Anche nella zona del Plankton profondo i Protofiti e gli altri organismi microscopici sono diffusi in grande quantità, ma finora mancano studii completi sulla loro distribuzione batimetrica in essa. La zona d'acqua occupata dal Plankton profondo, che si estende da circa 50 metri sotto la super-



Digitized by Google

ficie fino a 1400 metri, ha una temperatura che oscilla dai 13° ai 20°. Dalla profondità di 100 metri fino a quella di 3500 vi è una differenza di 1—3 gradi. Come tra gli animali bentonici vi sono delle specie che vivono a maggiore o minore profondità, così pure fra i componenti del Plankton profondo si possono distinguere specie che vivono più vicino alla superficie, specie che vivono negli strati medii, e quelli che abitano le grandi profondità; queste senzo dubbio possono dirsi abissali. Per tanto le nostre conoscenze sul proposito sono assai scarse e poco precise; è quindi talvolta difficile di determinare con certezza le profondità delle diverse zone abitate da una data fauna pelagica. Questa può essere costituita da generi ad essa esclusivi, oppure da generi comuni a zone di diversa profondità, e ve ne sono anzi molti che hanno una estensione batimetrica molto grande. Così per esempio tra gli Ostracodi, io ho costantemente osservato che la *Conchoecia Clausii* vive ordinariamente nella zona superficiale, la *C. spinirostris* vive nella zona media, e la *C. magna* si trova esclusivamente nelle zone profonde planktoniche delle adiacenze del golfo di Napoli. Un fatto simile di distribuzione presentano pure i Chetognati con la *Sagitta bipunctata*, che è superficiale, con la *S. enflata*, che si trova fino a 200 metri, con la *S. lyra* oltre i 200 metri, e finalmente con la *S. magna*, che abita le profondità oltre i 400 metri. Molto probabilmente il genere *Euchaeta*, tra i Copepodi, deve avere pure specie che sono caratteristiche per diverse zone pelagiche batimetriche. Poichè pertanto la zona a Plankton profondo comincia a determinarsi a distanza relativamente piccola dalla superficie del mare, così un certo numero molto limitato di forme, potendo facilmente attivamente o passivamente (per le correnti specialmente d'inverno) risalire alla superficie, si è abituato a vivere tanto nella zona profonda, come in quella superficiale, sicchè questi animali si trovano durante tutto l'anno tanto alla superficie che alla profondità. Tali animali osservati per il golfo di Napoli, primo dallo SCHMIDTLEIN[1] e poi da me, sono i seguenti: quasi tutte le specie del genere *Salpa*, *Pterotrachea mutica*, *Phyllirrhoë bucephalum*, *Hyalea tridentata*, *Phronima sedentaria*, alcuni grossi Alciopidi come *Alciopa Cantrainii* e *Vanadis formosa*, *Beroë ovata* e *B. Forskalii*, *Carmarina hastata*, *Hippopodius luteus*, *Diphyes Sieboldii*, *Abyla pentagona* e *Forskalia contorta*.

[1] R. SCHMIDTLEIN, Vergleichende Übersicht über das Erscheinen größerer pelagischer Thiere und Bemerkungen über Fortpflanzungsverhältnisse einiger Seethiere im Aquarium. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 2. Bd. 1881.

Digitized by Google

Inoltre va ancora osservato che tanto alla superficie che alla profondità, si raccolgono pure degli Acalefi o delle Meduse craspedote che si devono considerare o come forme meroplanktoniche (ad esempio la *Rhizostoma pulmo* e la *Cotylorhiza tuberculata*), oppure appartenenti alla fauna del fondo o bentonica, come la *Olindias Müllerii*, la *Tima flavilabris* e la *Charybdaea marsupialis*. Mentre le prime due si trovano quasi sempre natanti negli strati d'acqua superficiali, le altre tre specie vi si trovano rarissimamente, vivendo ordinariamente sul fondo, dove si pescano con le reti a strascico.

Verso la fine d'autunno, e durante tutto l'inverno e la primavera, al Plankton superficiale, nelle correnti littorali, si aggiungono e si mescolano dei componenti del Plankton profondo, che vien trasportato da correnti che provengono specialmente dal S. E. (Scirocco) e dal S. O. (Libeccio). Queste correnti sovente brulicano addirittura di animali di tutte le dimensioni, che per lo più, come ho detto, poi vanno a finire nelle correnti littorali e seguono il percorso di queste; ma trovandosi fuori le loro condizioni fisiche naturali, esse sono gittate sulla spiaggia o sbattute contro gli scogli. Perciò non è raro il caso d'incontrare d'inverno ed in primavera, in mezzo agli scogli, tra una massa di forme minuscole, centinaia di grosse Salpe, Carinarie, Pterotrachee, Cymbulie, grandi colonie di *Agalma* e di *Halistemma*, *Beroë* ecc., che, spinti dalle onde e dal vento, finiscono coll' infrangersi e ridursi in pezzi.

Anchi Grassi & Calandruccio nel loro lavoro sulla metamorfosi dell' *Anguilla*, spiegando il fatto del rinvenimento delle larve di essa alla superficie dello stretto di Messina, scrivono che quando vi è alta marea nel mar Tirreno, vi è bassa marea nel mare Jonio, e viceversa; sicchè quando si stabilisce il contrario, è così grande la quantità d'acqua che si sposta, che prima d'incanalarsi per lo stretto di Messina, raggiunge le grandi profondità, trascinando seco alla superficie una massa di animali, tra i quali moltissimi tipi abissali. Tutta questa massa di organismi, trovandosi fuori le condizioni normali, finisce per essere spinta dallo Scirocco sulla spiaggia del Faro, ove i loro cadaveri formano strati assai spessi, ed un' altra porzione arriva fin nel porto di Messina, ove non è raro il trovare galleggianti alla superficie Pesci, Cefalopodi el altre forme abissali, già morti, per la mancanza di pressione.

A noi sfugge il complesso delle molteplici cause che hanno concorso a determinare l'habitat dei componenti del Plankton profondo; ma certamente la fragilità e la delicata organizzazione loro ci di-



Digitized by Google

mostra che essi si sono adattati a quelle date condizioni biologiche, che loro offre la profondità nella quale vivono. Trovandosi essi in acque tranquille, ed al riparo della intensità dei raggi solari e delle rapide variazioni di temperatura delle acque superficiali, che oscillano, come ho detto, dai 13° ai 26°, e soprattutto ancora, fuori dal movimento delle onde, essi hanno scelto una zona favorevole alla loro esistenza. E che non siano organizzati per vivere altrove, lo dimostra il fatto, innanzi accennato, che quando queste fragili forme vengono trasportate dalle correnti alla superficie, non resistono alle diverse condizioni ambienti, vi periscono venendo, come si è visto, spinte alla costa, quando non abbiano subite delle modificazioni adattative che le rendono più resistenti.

Una delle forme più tipiche autopelagiche del golfo di Napoli è senza dubbio l'*Eucharis multicornis* Esch., Ctenoforo di una consistenza talmente molle e mucosa, che per quante prove finora si siano fatte, per poterlo conservare, non si è mai riuscito. Questa modificazione dei tessuti nell' *Eucharis* è, con ogni probabilità, da interpretarsi come conseguenza dell' adattamento di essa al diverso ambiente, che è quello della superficie del mare; perchè l'animale con la grande elasticità raggiunta dal suo corpo può distendersi e ripiegarsi in tutti i modi, e così resistere all' agitazione dell' acqua di mare superficiale, senza andare in pezzi, come le altre forme profonde che capitano alla superficie.

Quando col RAFFAELE, nel riconoscere un Plankton profondo nel nostro golfo, raccogliemmo in questo gli animali che conoscevamo per averli trovati in inverno alla superficie, pensammo alla possibilità di spiegare il fatto con una migrazione alla superficie per ragioni di temperatura.

L'apparizione delle forme del Plankton profondo alla superficie e nelle vicinanze della costa, difatti, è oggi considerata generalmente come una necessità biologica degli animali; anzi, si suppone che questi animali che si trovano in dato periodo dell' anno alla superficie ed in vicinanza della costa, lasciano queste località per guadagnare gli strati d'acqua profondi, non appena il calore solare diventa più intenso; ciò specialmente per stabilire una specie di equilibrio di temperatura ambiente, e per altre condizioni fisiche ancora ignote.

La migrazione batimetrica verticale del CHUN vale a spiegare il fatto di queste apparizioni e sparizioni di forme pelagiche alla superficie, ed è una delle conclusioni principali e più importanti alle quali esso è pervenuto dallo studio del Plankton nel golfo di Napoli.

Digitized by Google

Si legge difatti a pag. 44 del suo lavoro op. cit.: »Pelagische Thiere, welche während des Winters und Frühjahrs an der Oberfläche erscheinen, suchen mit Beginn des Sommers die Tiefe auf.« E queste periodiche migrazioni dalla superficie alla profondità, egli spiega appunto per il cambiamento di temperatura che avviene durante l'estate nella zona superficiale.

Il LOHMANN[1], che ha studiato il Plankton dello stretto di Messina, si oppone a questa conclusione del CHUN, perchè ha osservato che, sebbene in estate la superficie dell' acqua abbia 24° di temperatura, pure costantemente vi si pescano nuove forme profonde. Egli spiega il fatto con le relazioni alimentari che possono esistere fra questi animali e le forme vegetali planktoniche, che in questo periodo dell' anno pullulano alla superficie.

Ma questa interpretazione è da scartarsi, perchè, sebbene in estate i Protofiti e le forme microscopiche animali siano molto diffuse alla superficie, pure esse si trovano in quantità considerevoli anche negli strati più profondi.

Del resto lo studio della distribuzione del Plankton nello stretto di Messina è difficilissimo, per le condizioni fisiche in cui esso si trova; e la base di ogni conclusione a tal riguardo dev' essere ricercata nelle correnti marine.

Intanto al CHUN, meravigliato della massa di organismi che costantemente si raccoglie con ogni retata che giunge nelle profondità, è sorto il dubbio che la presenza di questi animali alla superficie, oltre che dalla migrazione attiva verticale, possa spiegarsi col fatto di essere essi stati trascinati passivamente dalle correnti, e perciò fuori della zona del loro habitat naturale. A pag. 49 egli scrive le seguenti parole: »Wer weiß, ob nicht in dem Laufe der Zeit unsere Anschauungen einem völligen Umschwunge entgegen gehen und ob nicht gerade die Tiefe als der eigentliche Mutterboden pelagischen Thierlebens sich herausstellt, von dem zeitweilig Schwärme sowohl an die Oberfläche, wie auf den Meeresgrund entsendet werden.« E più avanti a pag. 52: »Ich kann mich des Eindruckes nicht erwehren, dass bei der Massenhaftigkeit des Thierlebens in der Tiefe die Oberflächenfauna gewissermaßen nur eine Avantgarde des Gros repräsentirt, die bald verstärkt, bald verringert, gelegentlich völlig

---

[1] H. LOHMANN, Untersuchung über den Auftrieb der Straße von Messina, mit besonderer Berücksichtigung der Appendicularien und Challengerien. in: Sitzungsb. Akad. Berlin 1899.

Digitized by Google

in geschützte Regionen sich zurückzieht.« E questo dubbio acquista maggior importanza quando il CHUN, nella relazione del suo viaggio alle isole Canarie, ammette che le periodiche emigrazioni verticali sono in gran parte facilitate dalle correnti.

Io non posso escludere che vi sieno delle emigrazioni verticali dal fondo alla superficie o lungo le coste, dovute a necessità biologiche. È stato spesse volte osservato nell' Atlantico che di notte si raccoglie alla superficie una fauna pelagica la quale durante il giorno sparisce e va nelle profondità, ciò che io ho costatato pure per il golfo di Napoli. Si conoscono non pochi casi di Pesci che nel periodo della riproduzione si avvicinano alla costa, emigrando dalle profondità dove essi ordinariamente vivono. P. e. il *Trygon violaceus* Bp., la *Myliobatis bovina* Geoffr., il *Thynnus thynnus* C. V., i quali, non appena incomincia l'epoca della riproduzione, lasciano gli strati profondi dove ordinariamente vivono durante l'inverno, e se ne vengono alla superficie ed in vicinanza della costa, ove depongono le uova ed i piccoli.

Ma se si volesse ascrivere a necessità biologica la presenza alla superficie ed in vicinanza della costa, di tutte le forme pelagiche appartenenti al Plankton profondo, noi dovremmo ammettere una migrazione verticale attiva, e dovremmo logicamente durante queste apparizioni vedere arrivare alla superficie di preferenza le forme munite di apparecchi locomotori sviluppati, e per conseguenza più facili a muoversi, e ci spiegheremmo facilmente la loro presenza alla superficie. Pertanto non è facile spiegarsi il fatto di organismi addirittura privi di organi locomotori proprii, che appariscono alla superficie contemporaneamente ed insieme ad animali, che si muovono attivamente ed alcuni anche velocissimi, con una migrazione attiva verticale. Mentre la loro presenza nel Plankton superficiale non potrebbe altrimenti spiegarsi che coll' essere essi travolti tutti insieme indistintamente dalle correnti, e spinti alla superficie.

Ed inoltre, per quanto ho detto innanzi, non è possibile supporre, che tutte le forme profonde che vengono alla superficie, abbiano proprio il bisogno di una tale emigrazione batimetrica verticale, per venirsene a morire al secco su d'una spiaggia, o infrangersi contro gli scogli della costa, o affogarsi alla superficie per la mancanza di pressione. Ciò che si spiega più facilmente, supponendo vi sieno esse trascinate passivamente dalle correnti.

E se veramente l'apparizione degli animali pelagici profondi alla superficie fosse dovuta ad una necessità biologica, noi dovremmo

Digitized by Google

pescarli indistintamente su tutta la superficie del Golfo, mentre in verità essi si trovano solamente raccolti nelle correnti.

I casi specialmente accertati di determinate necessità biologiche, avvalorate dalle mie osservazioni innanzi citate, da quanto hanno costatato il GRASSI & CALANDRUCCIO a Messina, nonchè da quello che scrive lo stesso CHUN, ammettendo la possibilità che le correnti facilitino la migrazione verticale, conducono a escludere del tutto che la presenza in massa di animali di profondità alla superficie e lungo le coste, nell' inverno ed in primavera, possa spiegarsi come dovuta ad una migrazione verticale attiva per necessità biologiche.

Io credo conseguentemente che, salvo i casi di automigrazione verticale per necessità di riproduzione o di eliotropismo positivo, la presenza degli animali del Plankton profondo alla superficie, d'inverno e di primavera, possa più facilmente e logicamente essere interpretata come una migrazione passiva, dovuta alle correnti profonde, che le mutate condizioni fisiche determinano, e che trasportano alla superficie le forme di profondità.

Le conoscenze delle correnti del mare si limitano a quelle dei grandi tronchi importanti dei grossi oceani ed a quelli che penetrano nei mari minori, sicchè si può affermare che tutto il meccanismo della circolazione delle correnti nei golfi e nelle baie è pochissimo o quasi per nulla conosciuto. Il KRÜMMEL[1], parlando delle correnti marine del Mediterraneo, dice a pag. 467: »Unklar sind die Stromverhältnisse an der Südküste Italiens und im Tyrrhenischen Meer etc.«

Per propria esperienza, chi per qualche tempo si è occupato di pesca pratica o di pesca scientifica, acquista una certa conoscenza delle correnti locali che si determinano in varii punti del Golfo, ed a diverse profondità, e sa che non è raro il caso che apparecchi molto pesanti come reti di fondo (sciabiche, tartanelle) vengono trascinati dalla violenza delle correnti.

Io stesso ho talvolta osservato che la draga di ferro che si usa per raccogliere il materiale di fondo, non vi arrivava che con grande difficoltà, perchè trascinata dalle correnti sottomarine; ed in un mattino di Luglio, scendendo collo scafandro sopra uno scoglio poco profondo nei pressi della Gaiola, fui rotolato tra le alghe da una fortissima corrente littorale; e non potendo mantenermi dritto sulle gambe per la violenza di essa, dovetti farmi tirar su.

---

[1] VON BOGUSLAWSKI & KRÜMMEL, Handbuch der Ozeanographie. 2. Bd. 1887.

Digitized by Google

Il Plankton che serve ordinariamente per gli usi del Laboratorio nella Stazione Zoologica vien pescato tutto l'anno, nelle ore mattutine, in una corrente che viene dal largo del Porto di Napoli. Questa corrente percorre la linea in direzione del Castel dell' Ovo e serpeggia talvolta più presso, talvolta più al largo lungo la baia di Chiaia, giungendo fino i pressi della punta di Posilipo ed anche oltre; essa è conosciuta dai pescatori col nome di corrente di levante.

In questa corrente, oltre il Plankton littorale estivo, vi si pescano in inverno e primavera le forme del Plankton profondo che vi si mescola insieme, e vi si trovano tutte quelle forme pelagiche più grandi, siano esse superficiali che profonde.

La più gran massa di Plankton profondo vien trasportata dalle correnti alla superficie, specialmente durante i tempi di S. E. e di S. O. Durante i tempi di N. quando il vento è forte, le forme pelagiche profonde che si trovano alla superficie, vengono spinte al largo o negli strati d'acqua più bassi, così che ne è difficile la cattura.

Una spiegazione assai probabile, a pensier mio, del modo di determinarsi di queste correnti, che dal fondo vengono alla superficie nel nostro golfo, trasportando seco le forme pelagiche, può essere questa.

Dalle osservazioni termometriche fatte alla superficie del golfo di Napoli dal Semmola, dal Brandt e dal Berthold, si sa che la temperatura di essa oscilla intorno ai 13° durante l'inverno e 26° durante l'estate. Ora se durante l'inverno, quando l'acqua superficiale ha circa 13° di temperatura, soffia lo Scirocco, che come si sa è un vento assai caldo e forte, tutta questa massa d'aria calda, agendo sulla superficie del mare con una grande violenza e per molto tempo (lo Scirocco può durare anche due settimane e più), aiutata specialmente dalla grande depressione atmosferica che l'accompagna, può determinare delle correnti non solo superficiali, ma anche profonde, le quali, passando attraverso la zona del Plankton profondo, lo raccolgano travolgendolo e trasportandolo alla superficie o alla costa.

Il Brandt[1] nella sua Monografia degli Sphaerozoidi, discutendo dell' influenza delle correnti sull' apparizione di questi Radiolarii, parla di una grande corrente che entra nel golfo di Napoli da Bocca Piccola e dirigendosi verso la costa della penisola Sorrentina va fin

[1] K. Brandt, Die koloniebildenden Radiolarien. in: Fauna Flora Golf. Neapel 13. Bd. 1885.

Digitized by Google

presso Vico Equense. Da qui questa corrente prende il largo e, attraversando tutto il golfo, va fin capo Miseno. Ivi si divide in due rami, l'uno va verso il golfo di Gaeta, e l'altro per il golfo di Pozzuoli e Nisita entra nel golfo di Napoli. Detta corrente è invisibile durante tutta l'estate.

Il CHUN nella sua relazione sul viaggio fatto alle isole Canarie nell' inverno 1887—88, parla del fatto conosciuto dai pescatori canarini e costatato da lui stesso, cioè che poco prima della luna piena, e durante tutta la sua durata, il movimento delle correnti è molto più rapido, e che nella penultima settimana prima della luna piena questo movimento è quasi nullo. Durante la luna piena, il CHUN dice che ha raccolto varie forme alla superficie, che fino allora aveva ottenuto solo con le pesche in profondità. Il che dimostra che anche nell' Atlantico la comparsa in massa degli animali pelagici alla superficie trova logica spiegazione nell' ammettere, che essi vi arrivano non attivamente, come dovrebbe ammettersi con un' automigrazione per ragioni biologiche, ma trasportate dalle correnti. Ed a questo proposito non è inutile di ripetere quello che dice il CHIERCHIA[1], parlando degli animali pelagici raccolti durante il viaggio della Vettor Pisani nelle correnti: »D'altra parte è un fatto che in generale percorrendo gli Oceani si trova una gran quantità d'individui della medesima specie vivere in spazii relativamente ristretti, i quali individui, stante la esiguità del loro organismo non sono atti alla grande locomozione. Inoltre è pure un fatto che quando la nave trovasi involta in una delle grandi correnti oceaniche, le pesche danno ottimi risultati.«

In favore della interpretrazione della comparsa degli animali profondi alla superficie per migrazione passiva dovuta a correnti, va anche osservato che il NATTERER[2], riferendosi a ciò che avviene per lo stretto di Messina, ammette che vi siano delle correnti che dal fondo trascinano organismi alla superficie, come delle correnti che fanno il contrario. Ed inoltre tanto la Pola-Expedition nel Mediterraneo orientale, come la Plankton-Expedition nell' Atlantico, hanno pescato alla profondità di circa 2000 metri l'*Halosphaera viridis* Schmitz, piccola Alga verde galleggiante, ricca di clorofilla.

---

[1] G. CHIERCHIA, Collezioni per studie di scienze naturali fatte nel viaggio intorno al mondo dalla Corvetta Vettor Pisani durante gli anni 1882—85. in: Rivista Maritt. Roma 1885.

[2] K. NATTERER, Tiefsee-Forschungen im Marmara-Meer auf S. M. Schiff Taurus im Mai 1894. in: Denkschr. Akad. Wien 72. Bd. 1. Abth. 1895 pag. 27.

Digitized by Google

Essendo un fatto stabilito che le Alghe non possono vivere che nella zona al disopra dei 500 metri, si deve ammettere che questi minuti organismi siano giunti in questa ragguardevole profondità, trascinativi dalle correnti. Ciò che, confermando le conclusioni del NATTERER sulla possibilità che le correnti trascinino in profondità forme superficiali, avvalora il fatto della esistenza di correnti determinanti le migrazioni batimetriche verticali.

Per le osservazioni fatte finora è da supporre che le correnti che trasportano gli animali planktonici profondi alla superficie nel golfo di Napoli, non debbano mai giungere alla profondità di 1000 metri, e ciò perchè quasi mai esse trascinano seco le forme abissali pescate dalla Maia a 1000 e più metri; mentre, senza alcun dubbio, le correnti che si determinano nello stretto di Messina, devono raggiungere più migliaia di metri di profondità, e ciò si desume dalle forme batibiche che queste correnti recano alla superficie.

Il vento forte e continuato, movendo la superficie del mare, completa l'azione delle correnti in danno delle forme pelagiche profonde, che capitano alla superficie, spingendole a perire sulle coste.

Lo stesso effetto produce anche il vento forte sugli animali galleggianti superficiali proprio d'alto mare, che presentano parte del loro corpo fuori acqua, come le Velelle, le Physalie, le Janthine ecc. Nel Marzo e Aprile del 1900, per i continui e forti venti di S. E. e di S. O., furono spinti nel golfo di Napoli un' infinità d'individui delle tre suddette specie di animali, che covrivano molti e molti milioni di metri quadrati di superficie. Al principio di Maggio tutti indistintamente erano periti, o sulle spiaggie, dove ancora si vedevano i loro resti, o sbattuti e infranti contro gli scogli.

Stazione Zoologica, Novembre 1901.

Digitized by Google

# Die Bedeutung des Ganglions bei Ciona intestinalis.

Von

**R. Magnus**

in Heidelberg.

Mit einer Figur im Text.

Unter den Tunicaten ist speciell *Ciona intestinalis* ein besonders günstiges Object für das Studium einfacher Reflexvorgänge, da ihr ganzes Centralnervensystem auf ein Ganglion reducirt ist, von dem aus die Muskulatur in der Körperwand des Thieres innervirt wird. In der That besitzt nun *Ciona* einen einzigen, sehr charakteristischen Reflex: berührt man den vorderen Theil ihres Körpers, besonders einen der beiden Siphonen, so erfolgt sofort Schluss der beiden Siphoöffnungen und Retraction des ganzen Thieres.

Von Loeb[1] stammt die merkwürdige Angabe, dass dieser »Reflex« erhalten bleibe, wenn man dem Thiere das Ganglion exstirpirt. Die Reizschwelle sei dann allerdings erhöht, aber auf einen fallenden Wassertropfen hin, auf Berührung oder Schnitt an einem Sipho erfolge noch Contraction des ganzen Thieres. Loeb zieht hieraus nachstehende Folgerung: »Ich stelle mir vor, dass durch den Einschnitt oder die Berührung die der Schnittstelle zunächst gelegenen motorischen Nerven oder Muskeln mechanisch gereizt werden, sich contrahiren, und dass die mit der Contraction dieser Elemente verknüpfte Erschütterung oder Zerrung die benachbarten Nervenstämme oder die benachbarten Muskeln reizt und letztere zur Contraction bringt. So kann eine Reizleitung ohne Centralnervensystem zu Stande kommen, deren Effect der gleiche ist, wie wenn das Centralnervensystem erhalten wäre.« Während sich über diese Deutung der Beobachtung wohl discutiren ließe, hat Loeb in jüngster Zeit seinen Standpunkt und damit die Folgerungen aus seinem Versuche wesentlich geändert. Sein Kampf gegen Alles, was

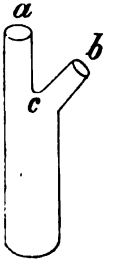
[1] J. Loeb, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. 2. Theil. Würzburg 1891 pag. 38.



Digitized by Google

Centrum heißt, führt ihn neuerdings[1] dazu, anzunehmen, dass »in der normalen Ascidie die Erregung durch die Nerven und das Ganglion fortgeleitet wird, wozu eine geringere Energie des auslösenden Reizes nöthig ist, während bei der operirten Ascidie die Muskeln direct erregt werden und vielleicht die Fortleitung der Erregung von Muskelzelle zu Muskelzelle stattfindet, wie im Herzen. . . . Das Wesentliche aber, das der Versuch lehrt, ist der Umstand, dass der ‚Reflex' der Ascidie nicht durch geheimnisvolle Mechanismen im Ganglion bestimmt ist, sondern lediglich durch die Anordnung der peripheren Muskeln des Thieres[2].« So wäre das Centrum entthront und für die Lehre von der Reizleitung von Muskelfaser zu Muskelfaser eine neue »Stütze« gefunden.

Wenn nun auch, wie vorstehende Gegenüberstellung zeigt, die zuletzt citirten Schlussfolgerungen nicht die einzig möglichen sind, so erschien doch bei der Wichtigkeit der in jüngster Zeit so viel behandelten Frage nach den Eigenschaften der Muskelfaser eine Prüfung der Loeb'schen Angaben nothwendig. Im Folgenden soll über deren Resultat berichtet werden, das sich mit wenig Worten dahin präcisiren lässt, dass Exstirpation des Ganglions den »Reflex« der Ascidie aufhebt und nur noch locale Reaction übrig lässt.




Das Ganglion liegt bei *c* (s. nebenstehende schematische Figur) in dem Winkel zwischen Mundsipho *a* und Aftersipho *b*. Von hier aus gehen Nerven vorn an die Siphonen, weitere an die Basis der Siphonen und endlich andere nach hinten an die Muskulatur der Körperwand[3]. Es gelingt nun leicht, mit einigen Scherenschlägen die weiße Ganglienmasse zu entfernen. Nach zwei Tagen haben sich die Thiere erholt, und man kann reizen. Berührt man mit einer Sonde oder einem feinen Glasstab den Sipho *a*, so contrahirt sich nur dieser, während *b* offen bleibt. Berührt man *b*, so erfolgt hier Schluss, und *a* bleibt unverändert. Bei einer Reihe von Thieren bleibt die Contraction auf den Sipho beschränkt, bei anderen beobachtete ich, dass die Contraction auch auf die Muskulatur des Stammes übergriff. Aber auch hier erfolgte sie halbseitig, so dass das Thier sich post-

[1] J. Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie. Leipzig 1899 pag. 24.

[2] Die gesperrten Stellen sind bei Loeb nicht gesperrt gedruckt.

[3] Für die Anatomie vgl. Vogt & Yung, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 2. Bd. Braunschweig 1889—1894 pag. 297.

Digitized by Google

hornförmig nach der Seite des gereizten Sipho krümmte. Da ein und dasselbe Thier stets in der gleichen Weise antwortete, also nicht bald nur local, bald halbseitig reagirte, so muss dieses von der Art der Operation, von mehr oder weniger vollständiger Exstirpation des Ganglions oder Durchschneidung von Nerven abhängen.

Dieselben Bewegungserscheinungen beobachtet man bei Anwendung chemischer Reizung. Hält man einen Kochsalzkrystall in das Wasser über die Mündung eines Sipho, so contrahirt sich nur dieser.

Da es bei Anwendung ganz minimaler Reize gelingt, auch bei unverletzten normalen Thieren die Reaction auf den gereizten Sipho zu beschränken, so sei hier bemerkt, dass in den geschilderten Versuchen die Reizung so ausgeführt wurde, dass die gereizten Theile sich stark bezw. maximal contrahirten, dass also das Nichteintreten der Reaction auf der anderen Seite nicht auf zu geringe Reizstärke bezogen werden darf.

Der Grund, wesshalb diese Versuche nicht ganz leicht anzustellen sind, und wesshalb auch wahrscheinlich Loeb seine abweichenden Ergebnisse erhalten hat, ist der, dass die Thiere ganz außerordentlich empfindlich gegen jede Erschütterung sind. Es genügt, wie auch schon Loeb erwähnt, ganz leicht mit der Hand gegen das Aquarium zu schlagen, um sofort Contraction der operirten und der nicht operirten Cionen auszulösen. Man muss desshalb sämmtliche Reizversuche so anstellen, dass dabei das Thier nicht erschüttert wird, und dass die nicht zu reizenden Theile keinen mechanischen Erregungen ausgesetzt sind; auch darf, wenn die Contraction des gereizten Sipho auftritt, nicht dadurch der andere Sipho passiv am Boden des Aquariums geschleift werden etc. Loeb hat seine Reizversuche so angestellt, dass er Wassertropfen aus einer Pipette herabfallen ließ. Bei operirten Thieren musste er die Fallhöhe auf 2—8 cm steigern, um den »Reflex« zu bekommen. Es ist nun, wie ich mich überzeugt habe, ganz unmöglich, bei dieser Versuchsanordnung zu vermeiden, dass die fallenden Tropfen durch die Erschütterung, die sie dem Aquariumwasser mittheilen, die anderen Partien, speciell den nicht gereizten Sipho, mit erregen. Jeder fallende Tropfen bildet im Wasser Wellen und Wirbel, welche für beide Siphonen als Reiz dienen. Es ist dieses für so erschütterungsempfindliche Gebilde die ungeeignetste Art, localisirt zu reizen. Dagegen gelingt es sehr wohl, mit Hilfe eines fein ausgezogenen Augentropfers, d. h. einer Pipette, welche oben mit einer Gummikappe geschlossen ist, localisirt zu reizen, wenn man sie mit Seewasser



Digitized by Google

füllt und unter Wasser den Strahl gerade gegen einen Sipho richtet. Für diese Reizart sind die Thiere ganz außerordentlich empfindlich, und es gelingt auch leicht, das Nichteintreten des »Reflexes« bei maximaler Contraction an der Reizstelle zu constatiren. — Weiter hat LOEB, um die Thiere zu reizen, Einschnitte in ihre Röhre gemacht. Ich habe dieses Verfahren nicht angewendet, weil es mir unmöglich schien, dabei mit Sicherheit Erschütterung des Thieres zu vermeiden. Dagegen habe ich bei wirklich vorsichtiger Berührung mit einer Nadel stets nur locale Contraction und nicht den »Reflex« erhalten.

Aus dem Angeführten ergiebt sich, dass eine Reizübertragung von einer Körperseite auf die andere, von einem Sipho auf den anderen nach Entfernung des Ganglions nicht mehr eintritt, und dass, wenn der Reflex scheinbar zu Stande kommt, daran stets directe mechanische Reizung der sich contrahirenden Seite Schuld ist.

Mit der Exstirpation des Ganglions ist eine dauernde Schädigung des Thieres nicht verbunden. Bekanntlich regenerirt sich das Ganglion nach einiger Zeit (LOEB). Man kann dann das merkwürdige Schauspiel erleben, dass eine *Ciona*, die zwei oder drei Wochen lang nach der Exstirpation nur die locale Reaction gezeigt hatte, nun plötzlich wieder den ursprünglichen Reflex besitzt; dann hat sich auch das Ganglion wieder gebildet (SCHULTZE).

Damit dürfte auch für diesen Fall das Ganglion als das Centrum für den Reflex in seiner Wirksamkeit sicher gestellt sein, und es bleibt kein Raum für die Annahme einer Erregungsleitung von Muskelfaser zu Muskelfaser, für welche man uns bislang immer noch den Beweis schuldig geblieben ist.

Wie sich ein Thier verhält, bei dem das Nervensystem ausgeschaltet und nur die Muskulatur erregbar geblieben ist, kann man an mit Cocaïn vergifteten Cionen studiren. Setzt man ein intactes, nicht operirtes Thier in cocaïnhaltiges Seewasser, so erlischt nach einiger Zeit der Reflex sowohl als auch die Reaction auf Berührung. Schneidet man nun den Körper der Länge nach auf, so kann man die zu Tage liegende Muskulatur bequem elektrisch reizen, aber die Contractionen bleiben local und auf die Reizstelle beschränkt, auf Erregung der Körpermuskulatur bleibt der Sipho ruhig, und umgekehrt: eine Erregungsleitung findet nicht statt.

Die Anregung zu dieser Untersuchung verdanke ich Herrn v. UEXKÜLL. Ihm, wie Herrn Dr. LO BIANCO, der mich stets in liebenswürdiger Weise mit dem nöthigen Thiermaterial versah, sei auch an dieser Stelle der beste Dank ausgesprochen.

Digitized by Google

# Contribution à l'étude de l'Appareil vasculaire de l'Amphioxus.

## Circulation des parois du corps.

Par

**Robert Legros,**

Assistant à l'Institut d'Anatomie de Liège.

Avec les planches 20 à 23.

Les pages qui suivent étaient prêtes pour l'impression, lorsque j'ai eu connaissance, un peu tard, des recherches de BURCHARDT[1] sur l'anatomie de l'*Amphioxus*.

L'auteur a le mérite de rappeler l'attention des anatomistes sur des formations aperçues par les plus anciens observateurs et bien décrites dès 1879 par SCHNEIDER, mais à peu près perdues de vue depuis: les canalicules qui unissent la cavité du cœlome péri-hépatique au canal cœlomique des arcs branchiaux primaires droits. Il donne de ces canalicules une description minutieuse, et met de côté, définitivement il faut l'espérer, l'idée que ces canalicules ont la valeur de lymphatiques, idée radicalement fausse, introduite dans la science par SCHNEIDER à une époque où la cavité péribranchiale était encore confondue avec le cœlome, et reproduite ensuite sans contrôle par tous les auteurs.

Amené par ses recherches à examiner la vascularisation de la région hépatique, BURCHARDT signale au niveau de la racine du foie l'existence de deux troncs veineux communicants, l'un droit et l'autre gauche, qui recueillent le sang des Veines génitales de W. MÜLLER et le déversent dans la Veine sus-hépatique; cet

[1] E. BURCHARDT, Beiträge zur Kenntnis des *Amphioxus lanceolatus* nebst einem ausführlichen Verzeichnis der bisher über *Amphioxus* veröffentlichten Arbeiten. in: Jena. Zeit. Naturw. 34. Bd. 1900 pag. 719 ff.

Digitized by Google

abouchement a lieu au point où cette dernière veine se recourbe pour se continuer dans l'Artère branchiale primaire, c'est-à-dire au point de l'appareil circulatoire qui représente morphologiquement la racine veineuse du cœur. Il homologue en conséquence les Veines génitales longitudinales de l'*Amphioxus* aux Veines cardinales des Craniotes, et les Veines communicantes du premier aux Sinus de CUVIER des seconds.

L'auteur eut pu ajouter à l'index bibliographique si complet qui accompagne son mémoire, la communication que je fis en Septembre 1899 au 28e Congrès de l'Association française pour l'avancement des Sciences, communication par laquelle je faisais connaître tous les faits relatifs aux Sinus de CUVIER de l'*Amphioxus*. On peut trouver un bref résumé des conclusions par lesquelles je terminais cet exposé dans les Comptes rendus du Congrès[1]; ce recueil étant malheureusement assez peu répandu en dehors des pays de langue française, je me permettrai de reproduire ici cette très courte note.

**Anatomie de l'appareil vasculaire de l'Amphioxus.** — M. R. LEGROS, de Liège, signale quelques faits nouveaux relatifs à l'anatomie de l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus lanceolatus*, et en tire les conclusions suivantes:

1° Les troncs longitudinaux de LANGERHANS[2] ont la valeur de veines, ainsi que leurs affluents: les veines des dissépiments et les veines ovariennes ou testiculaires.

2° Les deux troncs veineux de LANGERHANS, symétriquement placés, représentent en réalité quatre veines: deux antérieures (où le sang circule d'avant en arrière) et deux postérieures (où le courant sanguin suit la direction opposée).

3° Les deux veines de LANGERHANS d'un même côté se branchent en forme de T sur un large sinus veineux transversal, qui débouche d'autre part à l'extrémité postérieure du cœur.

4° Il existe chez l'*Amphioxus* un double système veineux:

a) Un système veineux viscéral ramenant au cœur le sang de l'intestin par la veine sus-hépatique, dans le trajet duquel est intercalé le réseau hépatique;

b) Un système veineux pariétal, pair et symétrique, ramenant au cœur le sang des parois du corps et des glandes génitales par quatre veines longitudinales et deux sinus transversaux.

5° M. LEGROS fait remarquer l'étroite analogie entre cette disposition et celle que présentent les Vertébrés, où l'appareil veineux pariétal est constitué de même par quatre troncs longitudinaux (Veines cardinales antérieures et postérieures) s'unissant deux à deux pour former les Sinus de CUVIER.

---

[1] Assoc. franç. pour l'Avancement des Sciences, Compte rendu de la 28e session (Congrès de Boulogne s. M., Septembre 1899) Tome 1 pag. 272.

[2] Ou, plus justement, de W. MÜLLER, qui fut le premier à les signaler.

Digitized by Google

Ses observations, encore incomplètes, lui font croire que la séparation entre les deux appareils veineux de l'*Amphioxus* est parfaitement tranchée: tout le sang veineux qui circule entre la somatopleure d'une part, et l'ectoderme ou les organes nés des somites d'autre part, serait ramené au cœur par les veines de LANGERHANS et les sinus transversaux, tandis que tout le sang qui circule entre la splanchnopleure et les organes endodermiques reviendrait au cœur par la veine sus-hépatique. A la circulation veineuse pariétale ou «somatopleurale» appartiennent probablement les réseaux vasculaires qui entourent les canalicules rénaux, et probablement aussi le vaisseau externe des arcs branchiaux primaires; ce vaisseau, compris entre la somatopleure du canal cœlomique et l'ectoderme péribranchial, serait, dans ce cas, la veine de l'arc branchial[1].

Il ne s'agit point, bien entendu, de soulever ici une très vaine question de priorité. Mais ces faits faisant partie d'un ensemble d'observations dont ils furent le point de départ, et étant entrés depuis plusieurs années dans l'enseignement à la Faculté de Liège[2], on trouvera bon que je publie les présentes recherches sans y rien retrancher. Le travail de BURCHARDT, qui touche à divers points de la vascularisation des parois du corps, m'a obligé à contrôler un certain nombre de mes résultats qui ne cadrent pas avec ses descriptions. Vérification faite, je crois pouvoir laisser subsister mon texte tel qu'il fut primitivement conçu; lorsqu'il y aura lieu, je comparerai ses conclusions aux miennes et les discuterai dans des additions rejetées à la fin des chapitres.

Ce travail, entrepris il y a plusieurs années au Laboratoire d'Anatomie comparée de la Faculté de Médecine de Liège, puis longtemps interrompu, a été terminé à l'Institut d'Anatomie de la même Université. En publiant enfin, après ces longs délais, ces recherches poursuivies sous leurs yeux, je suis heureux de pouvoir réunir dans une même pensée de gratitude le nom de mes savants Maîtres, Messieurs les Professeurs A. SWAEN et C. JULIN.

---

Nous ne connaissons rien du développement de l'endothelium des vaisseaux chez l'*Amphioxus*, et la solution de ce point d'histogénèse paraît hérissée de telles difficultés techniques qu'on n'ose se flatter de posséder bientôt des renseignements précis sur ce sujet.

---

[1] Je reproduis cette note textuellement, mais je n'oserais plus, aujourd'hui, conclure comme je me croyais alors autorisé à le faire au sujet de la vascularisation des canalicules néphritiques et du vaisseau cœlomique des arcs primaires.

[2] Voir: C. JULIN, Programme autographié du Cours d'Anatomie comparée fait à la Faculté de Médecine de Liège 1896 pag. 69 et figs. 87, 88.

Digitized by Google

Quelque place que l'on accorde à l'*Amphioxus* dans le phylum des Chordés, qu'on en fasse une forme ancestrale, ayant eu d'ailleurs, pour emprunter l'expression de RABL, une phylogénèse individuelle, spécifique, extrêmement spéciale, ou qu'on en fasse un type profondément dégénéré, on doit reconnaître combien il importerait d'être fixé sur l'origine et la valeur de son appareil circulatoire, et quelle lumière pourrait jeter cette connaissance sur la morphologie de l'appareil circulatoire des Vertébrés.

Les cavités vasculaires de l'*Amphioxus* ont-elles pour origine la cavité de la blastula, sont-elles un protocèle, ou dérivent-elles au contraire de la cavité gastruléenne et sont-elles un deutérocèle? Quelque présomption qui puisse exister en faveur de la première hypothèse, nous ne pouvons actuellement l'étayer sur aucune donnée embryologique positive. Les descriptions anatomiques de l'appareil circulatoire de l'*Amphioxus* que nous possédons nous apportent au contraire, sur les connexions de ses vaisseaux avec les cavités du cœlome, des renseignements qui, s'ils se vérifiaient, seraient singulièrement suggestifs.

D'après les auteurs les plus autorisés, l'appareil circulatoire de l'*Amphioxus* s'ouvrirait en divers points, soit dans le splanchnocèle, soit dans le sclérocèle, et le courant sanguin, parvenu à l'extrémité des troncs vasculaires différenciés, emprunterait pour revenir à son point de départ la voie des cavités cœlomiques.

Cette conception, introduite dans la science par SCHNEIDER (**20**), date en réalité d'une époque où le mode de développement et l'origine ectodermique de la cavité péribranchiale étant encore inconnus, on la considérait comme représentant la cavité du cœlome. Les véritables espaces cœlomiques apparaissaient alors comme des espaces lymphatiques, interposés sur le trajet des vaisseaux sanguins proprement dits. C'est en se plaçant à ce point de vue que SCHNEIDER s'efforça de construire un schéma général de la circulation de l'*Amphioxus*. Cette tentative a fourni aux anatomistes qui étudient l'*Amphioxus* un ensemble de données dont la découverte de la valeur réelle des cavités péribranchiales et cœlomiques a en partie fait justice; mais l'idée d'une dépendance intime entre les vaisseaux de l'*Amphioxus* et ses cavités cœlomiques s'est cependant perpétuée, sans avoir jamais été remise radicalement en question.

L'autorité de LANKESTER a été pour beaucoup dans cette survivance. Après avoir constaté (**9**) que l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus* «appears to be in a condition of degradation, since it presents

Digitized by Google

a certain limited development of vascular trunks, which do not appear to have a physiological significance in their present relations», il ajoute «. . . it is necessary to draw attention very emphatically to the continuity of the vascular trunks and lymphatic spaces of *Amphioxus* and their contents, which make it impossible to decide with certainty in all cases whether a given space with coagulable liquid contents is to be considered as blood-vessel or lymph-vessel. Such a communication is described by SCHNEIDER and figured by him, showing the free connection of the veins of the cœcum with the dorso-pharyngeal cœlom. Such a communication is suggested by LANGERHANS[1] in his description of the capillary network on the cœcum. I am inclined to think that there are no distinct capillaries and cœlomic space around the cœcum, but that the space is capilliform» (pag. 379).

Plus loin, en décrivant le trajet des Aortes et leur extrémité céphalique, il termine ainsi: «Finally, the right-side vessel, like that of the left, appears to communicate with the cœlomic cavities of the anterior myotomes.»

Dans le paragraphe qu'il consacre aux cavités contenues dans le corps de l'*Amphioxus* (pag. 377), l'auteur revient plus expressément encore sur cette continuité des cavités vasculaires avec les cavités cœlomiques, et range sous la rubrique commune de «cavités hémolymphatiques»: (a) l'appareil vasculaire; (b) les portions supra-pharyngienne et périentérique du cœlome; (c) les espaces périvasculaires des aortes dorsales; (d) le cœlome périgonadial; (e) les espaces lymphatiques métapleuraux; (f) les espaces lymphatiques des nageoires dorsale et ventrale; (g) les canaux intranotochordaux supérieur et inférieur; (h) le canal neuraxial; (i) les poches myelocœlomiques ou espaces lymphatiques intramusculaires de la tête; (k) la série des espaces lymphatiques intrasquelettiques des myotomes.

WILLEY (24) n'est pas moins catégorique. Négligeant comme l'avait fait LANKESTER les branches, découvertes par SCHNEIDER, que l'Aorte fournit aux parois du corps, il conclut en ces termes: «Hitherto, we have only spoken of those blood-vessels which are related to some part or other of the alimentary canal. In point of

[1] LANGERHANS (7), qui décrit et figure le réseau capillaire péribépatique (Pl. 15, Fig. 51), se borne en réalité à constater quil a vu ce réseau se continuer avec les courtes branches de la Veine porte (sous-hépatique), mais que »ihren Übergang in die Lebervene habe ich nicht sicher feststellen können« (pag. 338).

Digitized by Google

fact, the parietal or somatic vessels of *Amphioxus*, if present at all, must have a very subordinate physiological significance. Their place is taken by lymph-spaces, of which there are a great number in various parts of the body (pag. 51).» Et il cite comme exemples la même série de cavités cœlomiques dont LANKESTER avait fait état.

Ce ne sont là, il faut bien le constater, que l'écho de la théorie émise en 1879 par SCHNEIDER. Je ne trouve, en étudiant la bibliographie de la question, qu'un seul auteur qui émette, sans d'ailleurs y appuyer, quelques doutes sur le dogme de la continuité des cavités vasculaires et des cavités cœlomiques de l'*Amphioxus*: WEISS (**22**), chez ses animaux nourris avec des particules colorantes, constate en passant que «the cœlomic cavities were singularly free of carmine, so that it would seem as if the vascular system were more distinctly separated from the cœlomic system than has hitherto been supposed» (pag. 492).

Le problème, on le voit, demande à être étudié de nouveau, et dans l'ignorance où nous sommes de l'origine embryonnaire des vaisseaux de l'*Amphioxus*, il pourra n'être pas sans intérêt d'essayer de montrer que son appareil vasculaire constitue chez l'adulte un système parfaitement indépendant des cavités cœlomiques.

Il est, de plus, permis de s'étonner de l'oubli relatif où est resté enseveli l'appareil circulatoire de l'*Amphioxus* au cours de ces vingt dernières années. La vascularisation de la branchie a fait, il est vrai, l'objet de nombreuses et minutieuses recherches, que BOVERI (**2**) couronna en y reliant la vascularisation des canalicules excréteurs; nous trouvons en outre dans les travaux de HATSCHEK (**5**) et de VAN WIJHE (**23**) des indications précises sur le mode de terminaison des Aortes et de l'Artère branchiale primaire dans la région céphalique. Mais, ces points spéciaux mis à part, le schema traditionnel que se transmettent en termes presque identiques tous les traités n'est que le sommaire des anciennes observations de J. MÜLLER (**13**), STIEDA (**21**), LANGERHANS (**7**) et SCHNEIDER (**20**). Encore, cette description courante est-elle généralement incomplète, en ce qu'elle ne tient compte que des troncs vasculaires qui accompagnent les viscères, et laisse dans l'ombre comme «inexistants ou insignifiants» les vaisseaux pariétaux ou somatiques.

A côté du problème que je posais tantôt, il y a donc ici une lacune à combler, et je me suis efforcé de compléter et de coor-

Digitized by Google

donner autant que possible les données éparses que nous possédons sur la circulation des parois du corps de l'*Amphioxus*.

Par suite de l'insuffisance de quelques uns des résultats auxquels je suis parvenu, un exposé systématique n'en serait guère possible. Mieux vaudra traiter successivement chaque point comme je l'ai étudié, une question en amenant une autre. D'ailleurs, la disposition de l'appareil vasculaire est si intimement liée à la disposition des organes, que chaque chapitre devra être précédé de quelques considérations anatomiques préalables.

La disposition générale des grands troncs de l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus* est si connue qu'il est à peine nécessaire de nous attarder à la rappeler. Le schema classique, reproduit Pl. 23, fig. 38, nous permettra d'être très bref, quitte à revenir par la suite sur les particularités qui présenteront à notre point de vue une importance spéciale.

A la voûte de la cavité branchiale, sous la corde, s'étendent de part et d'autre de la ligne médiane les deux Aortes, droite et gauche (*Ao.d*, *Ao.g*). Ces deux Aortes s'unissent à l'extrémité postérieure de la branchie en un tronc unique et médian qui, sous le nom d'Artère sus-intestinale (*A.i*), puis d'Artère caudale (*A.c*), s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure de l'animal. Nous laissons de côté provisoirement le mode de terminaison des Aortes dans la région céphalique.

Dans tout son trajet, l'Artère sus-intestinale abandonne des rameaux qui se résolvent en capillaires baignant l'epithelium digestif.

Le sang artériel amené jusqu'à l'extrémité de la queue est repris par une Veine caudale (*V.c*), située immédiatement sous l'Artère caudale, et courant en sens inverse. Au niveau de l'anus, la Veine caudale abandonne l'Artère et poursuit son trajet d'arrière en avant à la face inférieure de l'intestin, où elle prend le nom de Veine sous-intestinale (*V.s.i*). La Veine sous-intestinale, formée de branches multiples largement et fréquemment anastomosées, recueille le sang fourni par l'Artère sus-intestinale au réseau capillaire qui entoure le tube digestif.

Arrivée à l'embouchure du cœcum hépatique dans l'intestin, la Veine sous-intestinale devenant Veine sous-hépatique (*V.P*) passe à la face inférieure du foie, qu'elle longe jusqu'à son extrémité antérieure. Dans toute la longueur de ce trajet, la Veine sous-hépatique abandonne une foule de rameaux qui s'anastomosent pour entourer l'organe d'un riche réseau capillaire périhépatique.

Digitized by Google

Le sang qui a traversé ce dernier est alors repris par une volumineuse Veine sus-hépatique (*V.s.h*) qui longe la face dorsale du foie en suivant une direction inverse de celle que suivait la Veine sous-hépatique: elle revient d'avant en arrière, c'est-à-dire de l'extrémité aveugle du diverticule hépatique vers son débouché intestinal.

En ce dernier point, elle se recourbe brusquement vers la gauche, décrit un arc de cercle à concavité antérieure et atteint le pharynx, sous l'endostyle duquel elle reprend une direction antéro-postérieure. Ce nouveau vaisseau est l'Artère branchiale primaire (*A.Br*); elle distribue le sang aux vaisseaux des arcs branchiaux, qui le ramènent aux Aortes après l'avoir mis en rapport avec le milieu extérieur. Le détail de la disposition des Vaisseaux dans les arcs branchiaux et de la vascularisation des canalicules excréteurs ne nous arrêtera pas, ne touchant pas à notre sujet.

Notons enfin que depuis les recherches de SCHNEIDER on admet généralement que le Cœur de l'*Amphioxus* est représenté par l'origine de son Artère branchiale primaire, c'est-à-dire par le point où la boucle de la Veine sus-hépatique atteint le plancher du pharynx. Si naturelle que soit cette idée, elle ne repose cependant, étant donnés les faits connus, que sur une analogie physiologique trop vague pour avoir grande valeur; de ce que l'*Amphioxus* est une forme ancestrale de l'organisme Vertébré, on pourrait conclure à la position virtuelle de son cœur, mais c'est là un renversement tautologique du procédé par lequel s'établissent les homologies.

Cet exposé général est pour nous suffisant; c'est à ces gros troncs artériels et veineux qu'aboutiront ou c'est d'eux que naîtront les vaisseaux des parois du corps, dont nous abordons l'étude.

---

**Technique.** Un mot d'abord sur la technique employée.

Les préparations banales, coupes à 10 $\mu$ d'individus colorés en masse, ne peuvent servir qu'à l'observation des troncs vasculaires volumineux; il est impossible d'y suivre avec certitude le trajet des rameaux grêles lorsqu'ils traversent la coupe un peu obliquement. Ces derniers exigent l'emploi de coupes minces, de 4 ou au plus 6 $\mu$ d'épaisseur; mais ces coupes minces ont un autre inconvénient: les noyaux endothéliaux y deviennent si rares qu'on est exposé à confondre les vaisseaux avec de simples lacunes du tissu conjonctif.

Digitized by Google

Il m'a paru prudent de contrôler toujours les données obtenues par l'examen de séries de coupes d'épaisseur différente.

Le carmin boracique, qui ne colore que les noyaux et laisse le tissu conjonctif à peu près incolore est naturellement souvent insuffisant. Le procédé de coloration qui m'a donné les meilleurs résultats est la double coloration par l'hématoxyline d'EHRLICH et l'éosine; les noyaux cellulaires se teintent en bleu violacé, la charpente conjonctive en rose, les caillots en rose plus vif; la paroi propre des vaisseaux les plus déliés s'accuse avec une netteté remarquable. Le mélange de nigrosine et d'acide picrique discrètement employé après coloration assez forte par la safranine est un excellent procédé de contrôle; il a l'avantage de mettre en évidence la structure fasciculée du tissu conjonctif et de faire ressortir les lacunes et les interstices dus à l'écartement des faisceaux.

Il est à peine nécessaire d'insister sur le fait que les animaux employés doivent être dans un état de conservation irréprochable. La corde dorsale et les muscles de l'*Amphioxus* passent avec raison pour des organes dont il est difficile d'obtenir de bonnes préparations; mais dans bien des cas, c'est, je pense, au procédé d'enchâssement que doivent être attribués les insuccès. L'inclusion ne saurait être menée trop rapidement; un séjour trop prolongé dans le toluol ou le mélange usuel toluol-paraffine dispose en effet la gaîne de la corde à se déformer et à disloquer les organes voisins pendant l'étalement des coupes. Il est à noter d'ailleurs que les coupes trèsminces sont généralement plus faciles à obtenir en parfait état que les coupes plus épaisses.

Enfin, et je crois devoir insister sur ce point en prévision d'un contrôle de mes observations, chez un *Amphioxus* donné, l'injection naturelle de l'appareil vasculaire n'est jamais uniforme; tantôt l'un, tantôt l'autre groupe de vaisseaux sont gorgés de sang, largement béants et faciles à observer, les autres étant vides et affaissés et, lorsqu'ils sont très grêles, complètement invisibles. Il est donc indispensable de s'adresser à toute une série d'individus. J'ai cru observer qu'il existe une relation constante entre le domaine vasculaire où le sang s'est amassé pendant l'agonie de l'animal et le réactif fixateur employé, sublimé acétique, Liquide de KLEINENBERG, Liquide de FLEMMING, etc. La rapidité avec laquelle le liquide tue est-elle ici en cause? Je ne puis que le supposer, n'ayant pas recueilli moi-même le matériel qui m'a servi; le détail serait assez curieux à élucider au point de vue de la physiologie de la circulation chez l'*Amphioxus*.

Digitized by Google

## Chapitre 1.

### Veines cardinales et Sinus de Cuvier.

W. Müller (14) fut le premier à signaler chez l'*Amphioxus* l'existence d'une paire de troncs longitudinaux dont la signification et l'importance ont jusqu'à présent passé inaperçues. Ces deux vaisseaux, l'un droit et l'autre gauche, courent à la face interne des parois du corps, dans toute l'étendue de la cavité péribranchiale. Logés sous l'epithelium péribranchial, ils longent la série des chambres génitales à la hauteur du hile des glandes sexuelles.

Dans son mémoire «sur l'Anatomie de l'*Amphioxus*», que l'on ne saurait trop citer comme un modèle de monographie anatomique, P. Langerhans (7) revint sur ces vaisseaux longitudinaux de Müller, et en donna une figure (Pl. 14, fig. 37). Il renonça à déterminer dans quel sens s'y faisait la circulation, considérant que des injections seules pouvaient résoudre la question. Mais il reconnut qu'aux points où ces vaisseaux croisent un myosepte, il lui fournissent — ou en reçoivent — un grêle rameau ascendant, et qu'au niveau de chaque glande sexuelle, ils fournissent — ou reçoivent — une branche courte et volumineuse, parfois double, qui préside à la vascularisation du testicule ou de l'ovaire.

Schneider (20) revit bien les Vaisseaux de Müller; à propos des «espaces lymphatiques» (qui sont les cavités cœlomiques), après avoir décrit leur disposition en arrière, il ajoute: »Plus en avant, cet espace se réduit, et se continue dans un vaisseau lymphatique qui court à la face interne des glandes sexuelles et peut encore être suivi en avant des organes génitaux. Ce vaisseau fournit dans chaque segment une branche à la paroi abdominale (Pl. 14, fig. 1, et surtout Pl. 15, Fig. 7 et 8 *Vg*).»

Les travaux ultérieurs font à peine mention de ce vaisseau, d'une façon tout à fait incidente.

Willey (24), après avoir décrit l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus*, se borne à ajouter dans une note (pag. 98): «A genital artery, running above the genital pouches, has been figured by Langerhans, Rolph, Schneider, Lankester and Boveri, but its relations to the rest of the vascular system have not been made out. It is doubtful whether their presence is constant.»

Digitized by Google

Lorsque j'étudiais la structure et le développement des glandes génitales de l'*Amphioxus* (**10**), j'eus à examiner la vascularisation de ces glandes, et mon attention fut ainsi attirée sur les Vaisseaux de W. MÜLLER. Quelles sont les connexions de ces vaisseaux avec l'appareil vasculaire général de l'*Amphioxus*, tel que les auteurs nous ont appris à le connaître? Quelle est leur signification physiologique, et celle des branches qui s'en détachent pour se rendre aux glandes génitales et aux parois somatiques? Telles furent les questions que je me posai, et l'origine des recherches dont je publie aujourd'hui les résultats.

Le premier point à résoudre était de trouver l'embouchure des Vaisseaux de MÜLLER dans un tronc vasculaire de signification physiologique bien définie. Dans ce but, je les suivis d'abord jusqu'à leurs extrémités antérieure et postérieure, qui ne me donnèrent aucune réponse satisfaisante: la description de ces extrémités nous occupera plus loin. Il me restait à les interroger sur toute leur longueur; j'arrivai ainsi à l'extrémité postérieure de la région branchiale où je trouvai la solution désirée.

## A. Sinus Veineux (Sinus de Cuvier).

Les figures 1 à 6, Pl. 20, représentent autant de coupes transversales d'un *Amphioxus* femelle, non encore à maturité sexuelle, long de 38 millimètres. Ces coupes sont choisies dans une série pratiquée d'avant en arrière, et si nous désignons par le numéro 1 la première figurée et la plus antérieure, les suivantes porteront respectivement les numéros 10, 15, 20, 24, 28. Nos coupes mesurant une épaisseur de 10 μ, la région qu'elles intéressent s'étend donc sur une longueur de 0,28 millimètre.

La coupe représentée fig. 1 passe immédiatement en arrière de l'extrémité postérieure du sac branchial, par l'origine du tube digestif, l'œsophage ou l'estomac des auteurs; une petite masse épithéliale tangentiellement coupée est la dernière trace de l'extrémité postéro-inférieure du dernier arc branchial droit. A la voûte du tube digestif (*T.d*) et sous la corde dorsale (*c*) se voient de part et d'autre de la ligne médiane les deux Aortes (*Ao.d*, *Ao.g*). A son plancher, l'extrémité postérieure de l'Artère branchiale primaire (*A*) est suspendue par un repli de la splanchnopleure à la gouttière qui prolonge en arrière l'endostyle.

Le diverticule hépatique (*Hep*) est coupé transversalement; à sa

Digitized by Google

voûte est la Veine sus-hépatique (*V.s.h*), tapissée par la splanchnopleure; à son plancher devrait se voir la Veine sous-hépatique, mais elle est vide et ses parois sont affaissées, de sorte qu'il est impossible de la distinguer.

Le tube digestif et le foie, recouverts par l'epithelium splanchnopleural, plongent dans la fente cœlomique périintestinale (*coe*); celle-ci est séparée elle-même de la cavité péribranchiale (*C.per*) par une cloison que forment la somatopleure en dedans et l'epithelium péribranchial en dehors; nous aurons à examiner cette cloison plus en détail par la suite; comme elle doit jouer un rôle important dans nos descriptions, nous la désignerons dès maintenant, par abréviation, sous le nom de cloison périentérique (*C.P*).

Les parties latérales de la figure montrent la coupe des somites et, inférieurement, la coupe de deux ovaires logés dans leur poche cœlomique périgonadiale (*G.coe*). Sur les poches génitales s'étale l'epithelium péribranchial et sous celui-ci se voit la coupe transversale des Vaisseaux de W. Müller (*V.C.a*). L'ovaire de droite est intéressé précisement au niveau de son hile, et le Vaisseau de Müller (*V.C.a*) lui fournit une Veine ovarienne (*V.ov*).

Les figures 2 à 6 présentent la même disposition générale des organes, et ne demandent pas de description spéciale; nous pourrons y suivre simplement le trajet des vaisseaux. Il est à noter seulement que, comme on approche du point où le diverticule hépatique va s'ouvrir dans le tube digestif, le cœlome périintestinal prélude à cette réunion en se mettant en continuité avec le cœlome périhépatique (figs. 2 et suivantes). Il est aisé, en comparant les figures, de comprendre comment se fait cette union, et comment les feuillets constitutifs de la cloison périentérique, somatopleure et epithelium péribranchial, se mettent respectivement en continuité avec la somatopleure et l'epithelium péribranchial de la cloison périhépatique.

Sur les Vaisseaux de Müller droit et gauche se branche à angle droit un large sinus (fig. 1, à gauche, *S.Cu.g*; fig. 3, à droite, *S.Cu.d*) qui monte verticalement à la face interne des somites, sous l'epithelium péribranchial.

Arrivé à la hauteur du plancher du tube digestif, chacun de ces Sinus se recourbe brusquement en dedans et se dirige vers la ligne médiane; à sa première portion, ascendante, fait donc suite une 2e portion, transversale (figs. 1 à 4 *S.Cu.d*; figs. 2 à 5 *S.Cu.g*). Chez certains individus, le vaisseau dans cette partie de son trajet

Digitized by Google

est à peu près transversal; chez d'autres, il paraît plus ou moins oblique, et, généralement, oblique en arrière et en dedans; ces variations n'ont d'ailleurs aucune importance et ne modifient ni le point de départ ni le point d'arrivée du sinus; elles s'expliquent par le fait que le vaisseau, appliqué dans sa portion ascendante contre la paroi du corps, y est fixé par l'epithelium péribranchial, de telle façon que les rétractions consécutives à l'action des réactifs ne peuvent modifier sa position; son coude est donc fixe, tandis que l'extrémité interne de sa portion transversale est soumise avec le tube digestif à toutes les influences artificielles qui peuvent influer sur la position des viscères lorsque l'animal est plongé dans les liquides fixateurs.

Ce qui modifie encore la transversalité des deux sinus, droit et gauche, c'est que chacun d'eux naît du vaisseau de W. Müller au niveau de la 17e glande génitale de son côté; l'alternance d'un côté du corps à l'autre du corps des organes métamériques a donc pour conséquence que le sinus gauche naît à un demi-somite en avant de l'origine du sinus droit[1]. Cette avance est compensée à l'extrémité interne de la portion horizontale des sinus, et compensée par l'obliquité de cette portion horizontale.

Lorsque notre sinus abandonne la paroi du corps, l'epithelium péribranchial qui l'y maintenait accolé se soulève autour de lui, et lui forme un meso qui l'accompagne dans tout son trajet horizontal. Ce meso, plus ou moins transversal, est une lame triangulaire, verticalement tendue au travers de la cavité péribranchiale; son bord externe s'insère à la paroi du corps, son bord interne se fixe à la cloison périentérique (*C.P*), son bord inférieur, libre, renferme dans son épaisseur le sinus.

Nos sinus droit et gauche (fig. 4, *S.Cu.d*; figs. 4 et 5, *S.Cu.g*) gagnent ainsi la cloison périentérique (*C.P*); l'epithelium péribranchial qui les engaînait se réfléchit dans l'assise externe de cette cloison; eux-mêmes y pénètrent et s'y trouvent dès lors logés sous la somatopleure[2].

Or, à ce niveau la fente cœlomique périhépatique s'est ouverte

---

[1] Les coupes représentées figs. 1 à 6, Pl. 20 sont pratiquées un peu obliques de droite à gauche et d'arrière en avant: au hile du 17e ovaire droit (somite 26) ne fait pas pendant la cloison entre les 17e et 18e poches génitales gauches (myosepte 26/27), mais l'extrémité postérieure du 17e ovaire gauche.

[2] Abstraction faite, pour le Sinus droit, de ses rapports avec le Muscle trapèze, que nous examinerons plus tard (pag. 515).



Digitized by Google

dans la fente cœlomique périintestinale, et la cloison périentérique se continue directement dans la cloison périhépatique. La Veine sus-hépatique (*V.s.h*) tapissée par la splanchnopleure n'est donc plus séparée de l'Artère branchiale primaire (*A*) également tapissée par la splanchnopleure que par l'espace cœlomique (*Coe*); et ce dernier seul la sépare aussi des sinus droit et gauche logés sous la somatopleure. Les sinus traversent la fente cœlomique et viennent déboucher à angle droit dans la Veine sus-hépatique (fig. 5, *S.Cu.d*; fig. 6, *S.Cu.g*). La somatopleure qui les entourait se continue avec la splanchnopleure qui recouvrait la veine.

Un peu en arrière du point représenté fig. 6, la Veine sus-hépatique, grossie de ses deux affluents, va se continuer dans l'Artère branchiale primaire; quelques coupes plus loin encore, le diverticule hépatique s'ouvrira dans l'intestin.

Cette première série d'observations nous permet de tirer dès à présent un certain nombre de conclusions; ces conclusions, j'ai eu l'occasion de les exposer à la 28e session de l'Association française pour l'avancement des sciences (Congrès de Boulogne, 1899) (11); si j'y reviens, c'est pour en élaguer quelques propositions que mes recherches m'ont fait par la suite rejeter comme sujettes à caution[1]:

1) Par leurs relations avec l'origine veineuse de l'Artère branchiale primaire, les Vaisseaux de W. Müller ont la valeur de Veines.
2) Chaque Vaisseau de W. Müller est en réalité formé de deux portions: une Veine antérieure où le sang doit circuler d'avant en arrière, et une Veine postérieure où le sang suit une direction opposée.
3) La Veine antérieure et la Veine postérieure d'un même côté du corps se jettent à angle droit, à la façon des branches d'un T, dans un vaste Sinus Veineux transversal.
4) Les deux Sinus Veineux droit et gauche se jettent dans la Veine sus-hépatique, immédiatement en amont du point où celle-ci se continue dans l'Artère branchiale primaire.
5) Les Sinus Veineux ramènent à l'Artère branchiale le sang provenant des parois du corps et des gonotomes, tandis que

[1] Ces conclusions ont été reproduites après coup dans notre introduction; on les y trouvera pag. 488.

Digitized by Google

la Veine sus-hépatique y ramène le sang qui a traversé les viscères, après passage par le réseau périhépatique.

6) Il y a donc étroite analogie entre les Veines antérieures et postérieures de W. MÜLLER et les Sinus Veineux de l'*Amphioxus* d'une part, les Veines cardinales antérieures et postérieures et les Sinus de CUVIER des Vertébrés d'autre part. Si l'étude de son développement pouvait démontrer que l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus* est par son origine embryonnaire morphologiquement comparable à celui des Craniotes, l'homologie ne ferait aucun doute. Les faits anatomiques sont cependant assez probants pour que je ne croie pas téméraire de l'admettre, au moins à titre provisoire.

## B. Terminaison antérieure des Veines Cardinales antérieures.

Le calibre des Veines cardinales antérieures se réduit progressivement d'arrière en avant; en avant de la 1ère poche génitale, qui répond à l'extrémité inférieure du 10e somite, elles se prolongent sous forme d'un grêle vaisseau que l'epithelium péribranchial applique directement à la paroi du corps.

Mais à l'extrémité antérieure de la branchie, les premiers arcs branchiaux se raccourcissent de plus en plus et le ligament denticulé s'abaisse; son bord externe, oblique en avant et en bas, croise l'extrémité inférieure du 6e somite (Pl. 21, fig. 7, *L.d*) pour passer sur le muscle transverse; à partir de ce point, il m'est impossible de suivre la Veine cardinale antérieure (*V.C.a*). Il est certain qu'elle ne continue plus son trajet à la face interne des somites, où la somatopleure a remplacé l'epithelium péribranchial. Mais il est également certain qu'elle s'étend jusqu'au 1er somite, où elle reçoit encore une Artère pariétale ventrale (voir plus loin). Suit-elle vers le bas les insertions pariétales du ligament denticulé? Reste-t-elle logée dans l'épaisse couche gélatineuse de la paroi buccale? Je n'ai pas pu le déterminer.



Digitized by Google

### C. Terminaison postérieure des Veines Cardinales postérieures.

Les Veines cardinales postérieures s'étendent en arrière jusqu'à l'anus, en recevant au niveau de chaque myosepte une Artère pariétale ventrale (voir plus loin pag. 527). Leurs rapports en arrière de la région génitale peuvent être étudiés sur les figures 8, 9 et 10, Pl. 21.

Jusqu'au niveau du pore atrial, les Veines cardinales postérieures (fig. 8, *V.C.p*) longent la face interne des somites à l'union du plancher et des parois latérales de la cavité péribranchiale (*C.Per*).

Entre le pore atrial et l'anus (fig. 9), la cavité péribranchiale ne présente plus que son prolongement du côté droit (*C.Per*); la cavité cœlomique (*coe*) occupe tout le reste de la cavité du corps. La Veine cardinale postérieure du côté droit a conservé la même position qu'elle occupait plus en avant, et longe le bord inférieur du prolongement péribranchial. La Veine du côté gauche, extrêmement réduite, n'est plus qu'à peine visible.

Les figures 8 et 9 nous montrent en plus le tube digestif (*T.d*) entouré par le riche réseau des capillaires intestinaux, au milieu desquels la Veine sous-intestinale (*V.s.i*) divisée en branches multiples est difficile à distinguer.

Enfin, au niveau de l'anus (fig. 10, *An*) la Veine sous-intestinale, unifiée, se continue dans la Veine caudale (*V.Ca*), en passant à droite de l'orifice anal. C'est en ce point que se termine la Veine cardinale postérieure droite; comme le montre la figure, elle s'ouvre par son extrémité postérieure (*V.C.p*) dans l'origine de la Veine caudale. Quant à la Veine cardinale postérieure gauche, déjà si réduite sur la figure 9 (*V.Cp*), je n'ai pu déterminer avec certitude son mode de terminaison; s'ouvre-t-elle également à l'extrémité postérieure de la Veine sus-intestinale, c'est à présumer, mais dans ce cas, son débouché doit siéger dans un plan transversal antérieur à celui du débouché de la Veine droite, ce qui n'aurait rien d'étonnant, étant donné l'avance des somites du côté gauche sur ceux du côté droit.

Une remarque s'impose ici et plaide en faveur de l'homologie que nous avons admise entre la portion postérieure des Veines de W. Müller et les Veines cardinales postérieures des Craniotes.

Digitized by Google

On sait qu'à un certain stade du développement de l'appareil vasculaire, la Veine sous-intestinale est chez les Sélaciens formée de deux troncs parallèles reliés par de nombreuses anastomoses, troncs qui s'unissent en arrière du cloaque en une Veine caudale unique. Par la suite, la Veine sous-intestinale s'unifie, sauf au niveau du cloaque, qui reste entouré par un anneau veineux unissant la Veine sous-intestinale en avant et la Veine caudale en arrière. Les deux Veines cardinales postérieures se sont cependant développées d'avant en arrière, et leur extrémité postérieure vient s'ouvrir dans l'anneau veineux péricloacal (Pl. 23, Schema 39 *A*). Plus tard encore, la Veine sous-intestinale disparaît, remplacée par la Veine de la valvule spirale, et la Veine caudale des Sélaciens ne se continue plus en avant qu'avec les deux Veines cardinales postérieures.

Chez l'*Amphioxus* (Schema 39*B*) la Veine sous-intestinale persiste, et sa subdivision en troncs multiples anastomosés rappelle la duplicité primitive de ce même vaisseau chez les Sélaciens. Au niveau de l'anus, la Veine sous-intestinale se continue dans la Veine caudale, et, comme nous l'avons vu, cette mise en continuité se fait à droite de l'orifice anal. La moitié droite de l'anneau veineux péricloacal de l'embryon de Sélacien existe seule chez l'*Amphioxus*; elle reçoit l'extrémité postérieure de la Veine de W. MÜLLER droite, qui se comporte ici encore exactement comme une Veine Cardinale postérieure. L'homologue de la moitié gauche de l'anneau veineux péricloacal me paraît faire défaut, et la terminaison postérieure de la Veine Cardinale postérieure gauche m'a échappé.

## Chapitre 2.

### Nerfs et Muscle de la région rétrobranchiale.

A l'étude de la vascularisation de la région rétrobranchiale se rattache étroitement celle de son innervation. Les coupes qui montrent le passage des sinus de CUVIER dans la cavité péribranchiale permettent également d'étudier le trajet suivi par les rameaux des racines nerveuses dorsales qui passent de la paroi du corps aux organes logés dans sa cavité.

Digitized by Google

Dans cette région s'étend en outre une vaste lame de fibres musculaires striées qui, je crois, n'a pas été signalée jusqu'à présent, et qui, par sa forme, mérite le nom de Muscle trapèze sous lequel je la désignerai.

Nous consacrerons donc un chapitre aux Rameaux viscéraux ascendants des Nerfs dorsaux et au Muscle trapèze. Mais la connaissance exacte de la région est ici absolument indispensable. Les Nerfs viscéraux ascendants, qui se répètent métamériquement de segment en segment, présentent des rapports importants avec les parois et surtout avec la voûte de la cavité péribranchiale; or cette voûte est différemment constituée dans la région branchiale, en arrière de cette région, et dans la zône intermédiaire entre les deux, et le trajet des Nerfs que nous devons examiner varie en conséquence.

a) Dans toute l'étendue de la région branchiale (Pl. 23, fig. schém. 40 *A*) la cavité péribranchiale (*c.per*) est séparée de l'espace cœlomique subcordal (*coe'*) par une cloison antéro-postérieure et horizontale, le ligament denticulé (*L.d*). Formé par une lamelle conjonctive que tapissent à sa face supérieure l'epithelium cœlomique et à sa face inférieure l'epithelium péribranchial, le ligament denticulé présente deux bords, l'un interne, l'autre externe. Par son bord interne, il s'attache à l'extrémité supérieure des arcs branchiaux; par son bord externe, il s'insère à la paroi du corps suivant une longue ligne antéro-postérieure sur laquelle nous aurons à revenir dans le chapitre suivant.

b) En arrière de la région branchiale, depuis l'extrémité postérieure du dernier arc branchial jusqu'au pore atrial (fig. 40 *C*), la cavité péribranchiale (*c.pér*) remonte beaucoup plus haut et s'étend jusque sous l'aorte; la cavité cœlomique périintestinale (*coe*), refoulée en dedans, est réduite à une étroite fente entourant l'intestin (*t.d*) latéralement et du côté ventral. La cloison qui sépare ces deux cavités s'insère donc sous l'aorte d'un côté, descend sous forme d'une lame antéro-postérieure et plus ou moins verticale jusqu'au bord inférieur du tube digestif, contourne ce bord et remonte de nouveau verticalement jusqu'à sa ligne d'insertion sous l'aorte du côté opposé. Pour la commodité de la description, nous désignerons par la suite cette cloison tendue entre la cavité cœlomique périintestinale et la cavité péribranchiale sous le nom de cloison périentérique.

c) A l'union de la région branchiale et de la région intestinale, le ligament denticulé, antéro-postérieur et horizontal, se continue sans interruption dans la cloison périentérique, antéro-postérieure et verticale. La ligne d'insertion externe, pariétale, du ligament

Digitized by Google

denticulé remonte jusque sous l'Aorte et se continue dans la ligne d'insertion supérieure de la cloison périentérique. La ligne d'insertion interne, pharyngienne du ligament denticulé descend le long du bord postérieur de la dernière fente branchiale et se continue dans le bord inférieur de la cloison périentérique; ce bord inférieur n'a toutefois qu'une existence théorique, attendu que les deux cloisons périentériques droite et gauche se continuent l'une dans l'autre sous le plancher du tube digestif et la fente cœlomique unifiée.

Ce passage s'effectuerait sans difficulté, n'était un recessus de la cavité péribranchiale qui complique un peu la disposition: nous voulons parler des «brown canals» ou «atriocœlomic funnels» de LANKESTER[1]. Ces culs-de-sac pigmentés sont deux diverticules creux, l'un droit et l'autre gauche, présentant la forme d'entonnoirs aplatis latéralement. Chacun d'eux est fixé à la paroi du corps à la face interne du 27e somite, le droit s'étendant plus loin en avant que le gauche. Leur sommet, clos, fait saillie en avant dans le cœlome subcordal (fig. schém. 40 *A*, *RL*); leur extrémité postérieure s'évase et s'ouvre largement dans la cavité péribranchiale (fig. 40 *B*, *R.L*). La cavité de ces entonnoirs est tapissée par l'epithelium péribranchial, fortement pigmenté; leur paroi interne, qui les sépare de l'espace subcordal, est recouverte en dedans par la somatopleure; entre les deux lames épithéliales est une lamelle conjonctive, et cette paroi est donc constituée comme le ligament denticulé et comme la cloison périentérique.

A son extrémité postérieure, le recessus de LANKESTER, s'élargissant vers le bas, atteint le ligament denticulé et s'ouvre dans la cavité péribranchiale (fig. schém. 40 *B*); sa paroi externe se continue avec le revêtement péribranchial de la paroi du corps; sa paroi interne se continue avec le ligament denticulé (*L.d*); il en résulte la formation d'une longue cloison insérée en haut sous la corde dorsale (bord supérieur de l'entonnoir) et insérée en bas à l'extrémité postéro-inférieure de la branchie (bord interne du ligament denticulé). Cette

[1] LANKESTER découvrit ces entonnoirs pigmentés en 1874 (8) et revint sur leur description en 1889 (9) en l'appuyant de figures. Il admit que ces entonnoirs s'ouvraient par leur sommet dans le cœlome subcordal, sans toutefois avoir pu constater avec certitude l'existence d'un orifice de communication, et émit au sujet de leur signification fonctionelle une curieuse hypothèse: les atriocœlomic funnels serviraient à assurer l'égalité de pression entre les cavités cœlomique et péribranchiale, cette dernière représentant le milieu ambiant. Rappelons en passant que, pour l'auteur, le cœlome supra-pharyngien ou subcordal est d'autre part en communication avec l'appareil vasculaire.

Digitized by Google

cloison, d'abord coudée au niveau de l'union des deux lames qui la constituent (fig. 40 schém. *B*) s'égalise peu à peu (fig. 40 *C*): le ligament denticulé est devenu cloison périentérique.

Ces préliminaires nous permettent de passer à l'exposé des faits relatifs à l'innervation de la région et au Muscle trapèze qui double intérieurement l'extrémité antérieure de la cloison périentérique.

## A. Branches viscérales ascendantes des nerfs dorsaux.

Comme on le sait, chaque nerf dorsal qui émerge de la moelle gagne le derme cutané en passant dans la cloison située derrière le segment auquel il appartient. C'est ainsi que le 1$^{er}$ nerf dorsal longe la cloison séparant le 1$^{er}$ somite du 2$^{e}$, le 28$^{e}$ nerf dorsal longe la cloison entre les 28$^{e}$ et 29$^{e}$ somites, et ainsi de suite.

Avant d'arriver sous l'épiderme, chaque racine dorsale se divise en deux branches, une branche ventrale et une branche dorsale. La branche dorsale, purement sensible, ne nous occupera pas. La branche ventrale descend obliquement à la face externe des parois du corps; son obliquité étant moins forte que celle des somites, elle en croise plusieurs sur son trajet; ainsi, par exemple, le nerf dorsal du 27$^{e}$ somite, émergeant de la cloison qui sépare les 27$^{e}$ et 28$^{e}$ somites, atteint le bord inférieur des parois latérales du corps à la pointe du 25$^{e}$ somite; le nerf dorsal du 28$^{e}$ somite arrive à la fin de son trajet descendant à la pointe du 26$^{e}$ somite, et ainsi de suite.

Le détail des rameaux que fournit chaque branche ventrale en cheminant sous l'épiderme ne nous intéresse pas pour le moment; nous renvoyons en ce qui les concerne aux descriptions de Hatschek (5) et de Heymans & van der Stricht (6). Mais lorsqu'elle est parvenue au bord inférieur de la rangée des somites, et à l'insertion de la paroi externe du repli métapleural, la branche ventrale de chaque nerf dorsal émet en dedans un rameau viscéral important.

Ce rameau viscéral contourne inférieurement la pointe du somite, et se divise dans l'épaisseur de la bande conjonctive qui sépare ce dernier du Muscle transverse en 2 branches: une branche transverse et une branche ascendante.

La branche viscérale transverse du nerf dorsal, découverte

Digitized by Google

par ROLPH (19), se dirige, comme son nom l'indique, transversalement en dedans, sous l'epithelium péribranchial qui tapisse la face supérieure du Muscle transverse. Elle forme à la surface de ce muscle, avec les branches correspondantes des nerfs du même côté et du côté opposé un plexus que nous ont bien fait connaître les recherches de ROHON (18), de FUSARI (3), et de HEYMANS & VAN DER STRICHT (6). Ainsi que le soutint FUSARI, ce plexus nerveux assure la sensibilité de la région; mais, en outre, les recherches de HEYMANS & VAN DER STRICHT démontrent qu'il préside à l'innervation motrice du Muscle transverse.

La branche viscérale ascendante fut étudiée par ROHON et FUSARI, mais ces auteurs ne l'observèrent que pour les nerfs dorsaux de la région branchiale, d'où le nom de nerf branchial qu'ils lui ont donné. Examinée dans la région branchiale, chaque branche viscérale ascendante contourne de dehors en dedans et de bas en haut la pointe d'un somite, passe entre lui et la poche génitale correspondante, atteint le bord supérieur de cette dernière, et monte à peu près verticalement sous l'epithelium péribranchial jusqu'à l'insertion du ligament denticulé. Dans tout ce trajet, le nerf n'a fourni que de grêles collatérales; arrivé au bord externe du ligament denticulé, il se coude brusquement en dedans, et se divise en plusieurs branches qui se ramifient à leur tour pour former un riche plexus dans l'épaisseur du ligament et jusque sur les arcs branchiaux (Voir FUSARI, Pl. 7, fig. 2, HEYMANS & VAN DER STRICHT, figs. 26, 27, Pl. 8; fig. 30, Pl. 5).

En arrière de la région branchiale, les nerfs dorsaux continuent à fournir des branches viscérales ascendantes, ainsi que HATSCHEK l'a démontré, et comme le confirment HEYMANS & VAN DER STRICHT, du moins jusqu'au niveau du pore atrial (39e paire).

Mais où vont ces branches viscérales ascendantes? La voie par laquelle elles gagnaient la branchie, c'est-à-dire le ligament denticulé, n'existe plus; comme nous le savons, la cloison périentérique lui a succédé, et ses insertions sont remontées jusqu'au tissu conjonctif sous-aortique. HEYMANS & VAN DER STRICHT n'ont pu trancher la question; «les nerfs viscéraux ascendants qui se trouvent en arrière des branchies remontent» disent-ils, «assez haut sur les myotomes, puis se divisent; nous n'avons pu encore jusqu'ici préciser leur terminaison proprement dite. Nous croyons que les branches s'infléchissent au niveau de la corde dorsale et viennent innerver les vaisseaux et le tube digestif. La branche du nerf viscéral ascendant

Digitized by Google

qui s'étend au delà du ligament dentelé[1] nous paraît avoir une destination analogue» (6, pag. 43).

La méthode de Golgi, et surtout la méthode au bleu de méthylène s'imposent comme procédés de choix, et permettent seules d'étudier le trajet des nerfs jusque dans leurs plus délicates ramifications, la confection de longues séries de coupes au chlorure d'or n'étant guère praticable. L'étude de coupes sériées, fixées et colorées par les réactifs ordinaires, si elle fournit des images moins élégantes, a cependant un avantage lorsqu'on ne se propose point comme but de poursuivre les filets nerveux jusqu'à leur ultime terminaison sensible ou motrice: celui de mettre en évidence les alentours des nerfs, les organes entre lesquels ils se fraient une route, les vaisseaux qu'ils accompagnent, les couches conjonctives ou épithéliales qui les recouvrent; ce sont là autant de repères topographiques précieux, et dans bien des cas, lorsqu'il s'agit du système nerveux périphérique, la méthode des coupes sériées demeure le véritable procédé de recherche, ceux d'Ehrlich et de Golgi ayant plutôt une valeur de démonstration. L'idéal serait évidemment de pouvoir les employer à la fois, l'un servant de contrôle à l'autre. Dans le cas présent, les procédés au chromate d'argent et au bleu vital n'étaient pas à ma portée, faute de matériel frais; il m'a été cependant possible d'ajouter quelques faits nouveaux à notre connaissance des branches viscérales ascendantes de la région rétrobranchiale.

La dernière branche viscérale ascendante qui gagne la branchie en passant par le ligament denticulé appartient, du côté droit comme du côté gauche, au nerf dorsal du 26e somite. Ce nerf atteint le derme sous-cutané entre les 26e et 27e somites; sa branche ventrale contourne l'extrémité inférieure du 24e somite, et le rameau viscéral ascendant qui en naît atteint le ligament denticulé un peu en avant du point où le recessus péribranchial de Lankester s'ouvre dans la cavité péribranchiale.

La branche viscérale ascendante du 27e nerf dorsal droit ou gauche naît à l'extrémité inférieure du 25e somite. Comme toutes les branches correspondantes des nerfs précédents, elle remonte,

[1] «Outre les rameaux du N. viscéral ascendant qui se rendent directement aux branchies par le ligament dentelé, nous avons vu parfois le N. viscéral ascendant donner une grosse branche qui se continue au delà du ligament dentelé sur la surface interne du myotome et ne se ramifie qu'au voisinage immédiat de la corde dorsale» (6, pag. 43).

Digitized by Google

verticalement ou un peu obliquement, d'abord entre le somite et la poche génitale correspondante, puis à la face interne de la paroi du corps sous l'epithelium péribranchial.

Elle arrive ainsi au niveau où les branches précédentes rencontraient l'insertion pariétale du ligament denticulé. Mais le recessus péribranchial de LANKESTER s'est ouvert; le ligament denticulé, se continuant dans sa paroi externe, s'est détaché de la paroi du corps et est devenu cloison périentérique.

La branche viscérale ascendante du 27e nerf dorsal n'en suit pas moins le chemin qu'avaient suivi les branches des nerfs plus antérieurs (Pl. 21, fig. 11, *N.v.d.27*: br. visc. asc. du 27e N. dors.; fig. 13, *N.v.g.*: br. visc. asc. du 28e N. dors.). Elle s'incline en dedans, et se détache progressivement de la paroi du corps en soulevant autour d'elle l'epithelium péribranchial. Celui-ci forme ainsi un repli, constitué exactement comme celui que nous lui avons vu faire pour loger le sinus de CUVIER. La branche viscérale, obliquant de plus en plus vers la ligne médiane, perd bientôt toute relation avec la paroi du corps, et se trouve logée dans l'épaisseur du bord libre d'un meso irrégulièrement vertical et transversal (Pl. 21, fig. 13, *N.v.g.27*). Elle traverse ainsi la cavité péribranchiale (*C.per*) en se dirigeant obliquement en dedans et en haut, et arrive à la cloison périentérique à peu de distance de ses insertions supérieures. Nous l'y retrouverons par la suite.

La disposition est essentiellement la même pour la branche de droite et pour celle de gauche. Le septum que forme l'epithelium péribranchial est triangulaire: son bord externe se fixe à la paroi du corps; son bord interne, plus court, se jette sur la cloison périentérique; son bord inférieur, plus ou moins exactement transversal, est, comme le nerf qu'il loge, oblique en haut et en dedans.

Mais ce septum est parfois très incomplet; il peut se réduire à une gaîne d'epithelium péribranchial entourant le nerf et, dans ce cas, celui-ci traverse librement la cavité péribranchiale à la façon d'un cordage. Cette disposition n'est pas rare; c'était le cas pour la branche viscérale du 27e nerf droit qui nous a fourni la figure 11 (*N.v.d*), et nous la retrouverons pour des branches viscérales ascendantes suivantes.

La branche viscérale ascendante du 28e nerf dorsal, remarquablement volumineuse, se détache de la branche ventrale de ce nerf à l'extrémité inférieure du 26e somite. (Pl. 20, figs. 1 à 6: *N.d.28*, branche ventrale du 28e nerf dorsal droit; *N.v.d.28*, sa

Digitized by Google

branche viscérale ascendante; *N.g.28*, branche ventrale du 28e nerf dorsal gauche; *N.v.g.28*, sa branche viscérale ascendante.)

Lorsqu'elle émerge au bord supérieur de la cloison qui sépare l'extrémité inférieure du somite de la poche génitale suspendue à sa face interne, la branche viscérale ascendante du 28e nerf dorsal, un peu oblique en avant et en haut, y rejoint le Sinus de CUVIER (figs. 1 et 2 à gauche *N.v.g.28*; fig. 5 à droite *N.v.d.28*). Elle l'accompagne dès lors, d'abord dans son trajet ascendant (fig. 3, *N.v.d.28*), puis, quand le sinus se coude et se dirige en dedans, elle s'engage avec lui dans le septum que lui forme l'epithelium péribranchial (figs. 2, 3, 4, à droite; figs. 2 et 3, à gauche). Elle arrive avec le sinus à la cloison périentérique (figs. 4, 5, 6 des deux côtés), et fournit à ce moment un rameau important, essentiellement moteur, que nous retrouverons en étudiant le Muscle trapèze (figs. 4, 5, 6, à droite, *N.m.tr*; fig. 4, à gauche, *N.x*). Plus en arrière, les sinus se fusionnent avec la Veine sus-hépatique, puis celle-ci se continue en U dans l'Artère branchiale primaire; les deux nerfs, droit et gauche, se divisent en branches volumineuses qui se répandent sur les vaisseaux et sur le diverticule hépatique. J'ai pu suivre de ces branches vers l'avant, à la surface du foie où elles se ramifient; j'en ai suivi d'autres vers l'arrière jusque dans l'angle dièdre formé par l'embouchure du foie dans le tube digestif; enfin, je crois avoir constaté qu'une branche du nerf gauche se jette sur l'origine de l'artère branchiale primaire et la longe d'arrière en avant. Mais ici mes moyens d'observation se trouvèrent insuffisants; la méthode de GOLGI ou le bleu de méthylène permettraient seuls d'établir avec une entière certitude le territoire d'innervation de la branche viscérale ascendante des 28èmes nerfs dorsaux. C'est pourquoi je m'abstiens de donner des figures, probablement fautives et en tous cas incomplètes; je ne puis qu'engager un chercheur qui aura à sa disposition des *Amphioxus* vivants à reprendre la question.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons entrevoir l'importance fonctionnelle considérable du rameau en question: il innerve le diverticule hépatique, il est le nerf des gros troncs veineux qui se réunissent pour constituer l'Artère branchiale primaire, et fournit très probablement un (ou plusieurs) filets «cardiaques»; enfin il donne le nerf du Muscle trapèze (voir chapitre suivant). Ce dernier rameau, essentiellement moteur, nous prouve la valeur physiologique mixte des branches viscérales ascendantes, au moins de celle des 28èmes nerfs dorsaux; cette démonstration était encore à faire, en raison de l'ab-

Digitized by Google

sence de muscles sur le trajet des branches viscérales ascendantes étudiées jusqu'à présent. D'autre part, le Muscle trapèze, que nous décrirons bientôt, doit être rangé à côté du Muscle transverse et des muscles du velum et de la bouche, tous muscles qui ne sont pas innervés par des racines nerveuses ventrales, mais par des racines dorsales.

Pour en finir avec la branche viscérale ascendante du 28e nerf dorsal, notons encore qu'ici, comme pour la branche du 27e nerf, le septum qui suspend Nerf et Sinus de Cuvier dans la cavité péribranchiale peut devenir très incomplet et se réduire à une simple gaîne d'epithelium péribranchial. C'était le cas, du côté gauche, chez l'individu qui nous a fourni la figure 14, Pl. 21.

La branche viscérale ascendante du 29e nerf dorsal naît à l'extrémité inférieure du 27e somite; elle contourne cette extrémité et remonte à la face interne des parois du corps en suivant un trajet vertical ou oblique. Elle s'incline à son tour vers la ligne médiane, et un septum, ou, ce qui m'a paru plus fréquent, une simple gaîne d'epithelium péribranchial la conduit à la cloison périentérique (Pl. 21, fig. 12, *N.v.d.29*).

Il serait bon de pouvoir indiquer avec précision à quelle hauteur les branches viscérales ascendantes abandonnent la paroi du corps; les somites dont elles croisent la face interne dans leur trajet ascendant fourniraient à ce point de vue un excellent repérage. Malheureusement, les branches nerveuses ne sont pas rigoureusement verticales et leur degré d'obliquité n'a rien de constant; de sorte que leur coude, reporté plus ou moins en avant ou en arrière, peut répondre franchement à la face interne d'un somite, mais peut aussi atteindre une cloison intersegmentaire, ou même, si sa courbe est très longue, empiéter sur le somite situé au dessus (et en arrière) (fig. 11, Pl. 21).

D'une façon générale, cependant, la branche viscérale ascendante du 27e nerf dorsal quitte la paroi du corps à la face interne du 27e somite, la branche du 28e nerf la quitte au niveau du 28e somite, la branche du 29e au niveau du 29e somite. La hauteur exacte où se fait ce passage ne peut être déterminée que par des mensurations, et c'est ainsi qu'a été construite la figure diagrammatique 30, Pl. 22; nous nous en occuperons plus loin, mais on peut dès à présent y étudier le trajet ascendant des branches viscérales des 26e à 31e nerfs et le niveau où elles effectuent leur coude.

La branche viscérale ascendante du 30e nerf dorsal,

Digitized by Google

née à l'extrémité inférieure du 28e somite, remonte plus haut que la branche du 29e nerf (fig. 30, Pl. 22); elle ne traverse la cavité péribranchiale que tout près de sa voûte, et atteint la cloison périentérique près de son insertion supérieure (figs. 15, 16, Pl. 21 *N.v.g.30*).

Enfin la branche viscérale ascendante du 31e nerf dorsal remonte jusqu'à la voûte de la cavité péribranchiale, et son passage n'y est plus marqué que par un léger repli transversal de l'epithelium péribranchial (fig. 30, Pl. 22); elle croise simplement les insertions supérieures de la cloison périentérique.

Cette disposition se conserve désormais pour les branches viscérales ascendantes suivantes; le repli épithélial, dernière trace du meso, s'efface lui même complètement.

Le diagramme fig. 30, Pl. 22, dressé au compas en combinant une série de dessins, représente la paroi droite du corps, vue par sa face interne au niveau de l'extrémité postérieure de la branchie. Les organes y ont leurs dimensions respectives et leurs relations topographiques exactes, mais une forme schématique. A la face interne des somites, numérotés en chiffres romains, s'étendent dorsalement la corde dorsale (*C*) et, sous elle, l'Aorte droite (*Ao.d*); à leur extrémité inférieure sont accolées les poches génitales (*g.coe*) sur lesquelles court la Veine de W. Müller (Veine cardinale antérieure, *V.C.a*, Veine cardinale postérieure, *V.C.p*).

Entre l'Aorte droite en haut et les poches génitales (*g.coe*) en bas, s'étale la face interne des parois du corps; un système de lignes parallèles, obliques en bas et en arrière, y marquent le bord interne des myoseptes, que longe un vaisseau. Cette face est coupée à une hauteur variable suivant les points par l'insertion externe du ligament denticulé (*L.d*) en avant, et par l'insertion supérieure de la cloison périentérique (*C.P*) en arrière; comme transition entre ces deux formations, le recessus infundibuliforme de Lankester (*R.L*) est suspendu à la face interne du 27e somite. Un double trait[1] indique la ligne suivant laquelle epithelium péribranchial et epithelium cœlomique abandonnent la paroi du corps et se réfléchissent dans le ligament denticulé, dans le recessus de Lankester et dans la cloison périenterique. En dessous de cette ligne règne la cavité péribranchiale; au dessus d'elle s'étend la cavité cœlomique (cavité cœlomique épibranchiale ou subcordale, *coe'*, au dessus du ligament

[1] L'epithelium péribranchial est représenté par un trait plein, l'epithelium cœlomique par un trait interrompu.

Digitized by Google

denticulé; fente cœlomique périintestinale, *coe*, au dessus et en dedans de la cloison périentérique).

Il est donc facile de concevoir le trajet des branches viscérales ascendantes de la région. Les branches ventrales des nerfs dorsaux sont supposées visibles à travers la paroi du corps, et nous les voyons courir obliquement depuis leur émergence au bord externe des myoseptes, jusqu'au bord inférieur de la rangée des somites. Ici naissent les branches viscérales ascendantes; elles remontent plus ou moins haut à la face interne des somites, puis elles se coudent pour se diriger vers la ligne médiane et ne sont pas représentées plus loin.

Comme on le voit, les coudes des branches viscérales ascendantes des nerfs de la région branchiale, jusqu'à celui du 26e somite inclusivement, siégent au niveau de l'insertion pariétale du ligament denticulé. Les coudes des branches viscérales ascendantes des nerfs dorsaux suivants sont disposés sur une ligne oblique en haut et en arrière, qui, prolongeant les insertions du ligament denticulé, se rapproche progressivement de la ligne d'insertion supérieure de la cloison périentérique, et l'atteint avec la branche du nerf du 31e somite. Un meso, que nous avons supposé complet pour chaque nerf, reçoit la branche viscérale ascendante au moment où elle quitte la paroi du corps; ce meso est formé d'un double feuillet d'epithelium péribranchial, qui se réfléchit en dehors sur la paroi du corps, en haut sur la cloison périentérique.

Il nous reste, pour en finir avec les branches viscérales ascendantes des nerfs dorsaux, à dire quelques mots de leur destination. Celle des branches de la région branchiale est bien connue, elles forment dans le ligament denticulé un plexus qui s'étend jusque sur la branchie. Mais que deviennent les branches de la région rétrobranchiale? Il ne peut s'agir, naturellement, de les suivre jusqu'à leurs dernières ramifications, les méthodes de Golgi ou du bleu vital étant pour cela indispensables; mais les méthodes de fixation et de coloration usuelles fournissent déjà quelques indications.

Un premier fait dont il est facile de s'assurer, c'est qu'il existe dans toute l'étendue de la cloison périentérique un plexus nerveux comparable à celui du ligament denticulé, quoique notablement moins développé; je ne pense pas qu'il ait été examiné par les auteurs qui ont appliqué les procédés d'élection à l'étude du système nerveux de l'*Amphioxus*. Ce plexus a pour origine les branches viscérales ascendantes des nerfs des somites 27 et suivants. Les plus antéri-

Digitized by Google

eures de ces branches (27 à 31) gagnent la cloison périentérique à l'aide d'un meso et l'atteignent à un niveau de plus en plus élevé; les suivantes ne font plus que croiser l'insertion supérieure de la cloison périentérique.

Adressons-nous d'abord, pour la facilité de la démonstration, à une disposition intermédiaire; examinons la branche viscérale ascendante du nerf du 30e somite (figs. 15, 16, *N.vg.30*). La branche viscérale, entourée d'une gaîne d'epithelium péribranchial, atteint la cloison périentérique (*C.P*) près de son bord supérieur (fig. 15); à ce niveau précisément naît une Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) qui, tout près de son origine, fournit un rameau à la cloison. Nous voyons des fibres nerveuses, reconnaissables aux petits noyaux cellulaires disséminés sur leur trajet, remonter entre la somatopleure (*so*) et le rameau vasculaire vers la racine de l'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*). Un peu plus en avant (fig. 16), ce rameau nerveux a contourné la voûte du cœlome périintestinal (*coe*) et descend entre l'Aorte gauche (*Ao.g*) et la splanchnopleure (*spl*); il se divise, et ses ramifications passent entre la splanchnopleure et l'epithelium du tube digestif (*T.d*) où je les perds de vue. Le reste de la branche viscérale est logé dans l'épaisseur de la cloison périentérique; elle se ramifie vers l'avant (fig. 16, *N.vg.30*), vers l'arrière et vers le bas, et entre dans la composition du plexus indiqué plus haut.

Les branches viscérales appartenant aux somites situés plus en arrière (31e et suivantes) croisent simplement le bord supérieur de la cloison; elles lui abandonnent des rameaux destinés à son plexus et se dirigent directement en dedans pour gagner la face latérale de l'Aorte, puis du tube digestif. Les branches viscérales appartenant aux somites situés plus en avant (29e, 28e et 27e) atteignent la cloison périentérique, s'y ramifient dans toutes les directions et y entrent dans le plexus. Certaines de leurs branches ascendantes se retrouvent au bord supérieur de la fente cœlomique périintestinale, qu'elles contournent de dehors en dedans.

Nous avons parlé de la distribution spéciale de la branche pariétale ascendante du 28e somite, et du rameau moteur qu'elle fournit au Muscle trapèze. Les branches viscérales du 27e et du 29e somite atteignent respectivement la cloison périentérique au bord antérieur et au bord postérieur du Muscle trapèze, mais je n'ai pu en voir naître de rameau musculaire.

Digitized by Google

## B. Muscle trapèze.

A la face interne de la cloison périentérique s'étale une large et mince nappe de fibres musculaires striées, verticalement étendue dans le sens antéro-postérieur, que nul auteur, à ce que je sache, n'a encore signalée.

Fait digne de remarque, et que j'indiquerai avant toute description, ce muscle n'est développé que du côté droit, chez tous les individus que j'ai examinés; à gauche, il fait totalement défaut ou est représenté par quelques courts trousseaux disséminés, implantés sur la lamelle conjonctive de la cloison périentérique. A quoi tient cette différence, je l'ignore, comme j'ignore si elle est primitive ou si le muscle gauche commence par se développer à l'égal de son congénère du côté droit et ne s'atrophie que secondairement. Il serait intéressant de connaître l'histogénèse de ces fibres striées sous-somatopleurales, mais je ne possède jusqu'à présent aucun renseignement à ce sujet; chez les jeunes animaux de 5 à 10 millimètres où je l'ai recherché, je n'ai pu trouver encore aucune trace du muscle, pas plus à droite qu'à gauche.

Notre description s'appliquera donc au muscle du côté droit, que l'on pourra étudier sur nos figures 1 à 6, 11, 12 et 18 (*M.Tr*: Muscle trapèze).

Le Muscle trapèze présente la forme d'un vaste triangle isocèle à sommet inférieur fortement tronqué, d'où le nom que nous proposons de lui donner.

Sa base, supérieure, s'insère horizontalement à la masse squelettique axiale, immédiatement en dessous et en dehors de l'Aorte droite (*Ao.d*), en longeant les insertions de la cloison périentérique (*C.P*). Ce bord supérieur s'étend en avant jusqu'au point où, le recessus péribranchial de Lankester s'ouvrant dans la cavité péribranchiale, sa paroi interne se continue dans le ligament denticulé, c'est-à-dire jusqu'au point où le ligament denticulé devient cloison périentérique (fig. schém. 40 *B*). L'angle antéro-supérieur du muscle atteint ainsi un plan transversal passant entre l'origine des Artères pariétales ventrale et dorsale destinées à la cloison qui sépare les 27e et 28e segments du côté droit. Son angle postéro-supérieur s'étend plus ou moins loin en arrière, mais ne s'éloigne guère des racines des Artères pariétales de la cloison qui sépare les 30e et 31e segments.



Digitized by Google

De cette longue base, la lame musculaire descend en se rétrécissant progressivement, toujours logée entre la lamelle conjonctive de la cloison périentérique (sur laquelle s'insèrent ses fibres) et la somatopleure qui tapisse la face interne de cette cloison. Le bord antéro-inférieur du muscle est donc oblique en bas et en arrière; chez un animal intact examiné par la face latérale droite, il se projetterait sur la paroi de la portion du tube digestif qui fait suite à la cavité branchiale, en arrière du dernier arc branchial et parallèlement à lui. Le bord postéro-inférieur du muscle est au contraire oblique en bas et en avant.

Au point de vue topographique, ces bords sont bien indiqués par le point où le rameau viscéral ascendant de certains nerfs dorsaux passe de la paroi du corps à la cloison périentérique: le rameau du 27e nerf dorsal droit effectue son passage et gagne la cloison périentérique au bord antéro-inférieur du muscle (Pl. 21, fig. 11, *N.v.d 27*; la coupe passe un peu trop en arrière); le rameau du 29e nerf dorsal droit atteint la cloison périentérique au bord postéro-inférieur du muscle (Pl. 21, fig. 12, *N.v.d 29*).

Dans la figure d'ensemble demi-schématique Pl. 22, fig. 30, les limites du Muscle trapèze sont indiquées par une ligne pointillée; le muscle est censé projeté sur la paroi du corps. Les rapports de ses bords avec les 27e et 29e branches viscérales ascendantes y sont faciles a saisir.

Reste à considérer le petit côté du trapèze, le bord inférieur du muscle. Reportons-nous aux figures 1 à 6, Pl. 20. La fig. 1 nous présente le muscle (*M.Tr*) au niveau de l'extrémité postérieure du dernier arc branchial; son bord antérieur descend déjà très bas, mais est encore simplement logé sous la somatopleure, à la face interne de la cloison périentérique. Quelques coupes plus en arrière (figs. 2 à 5), le muscle est intéressé dans toute sa hauteur; nous voyons son bord inférieur se détacher de la cloison périentérique, traverser l'espace cœlomique qui entoure le tube digestif et s'insérer au bord de la gouttière qui prolonge en arrière l'endostyle pharyngien.

La figure 18, Pl. 22, nous montre à un grossissement plus fort le détail de ces insertions: la somatopleure (*som*) forme une gaîne au muscle dans son trajet à travers la fente cœlomique, et se réfléchit dans la splanchnopleure (*spl*). La mince lamelle conjonctive interposée entre l'epithelium splanchnopleural et le tube endodermique s'épaissit et s'étale, pour constituer une lamelle tendineuse où s'attachent les fibres musculaires.

Digitized by Google

Par son bord inférieur, le Muscle trapèze s'insère donc à la paroi du tube digestif. Cette ligne d'insertions inférieures, beaucoup plus courte que la ligne d'insertions supérieures, est, comme elle, antéro-postérieure et horizontale; elle s'étend depuis l'extrémité postéro-inférieure du dernier arc branchial (fig. 1) jusque immédiatement en arrière du point où le Sinus de CUVIER droit (*S.Cu.d*) débouche dans la Veine sus-hépatique (*V.s.h*). En arrière de ce point (fig. 6), le muscle perd ses attaches au tube digestif et se retire sous la somatopleure de la cloison périentérique: son bord postérieur commence.

Reste à considérer l'innervation du Muscle trapèze. Comme nous le savons déjà, la branche viscérale du 28e nerf dorsal rejoint le Sinus de CUVIER au bord supérieur de la rangée des poches génitales, et l'accompagne dans son trajet (figs. 1 à 6, *N.v.d 28*). Après un trajet ascendant à la face interne de la paroi du corps, elle traverse la cavité péribranchiale, logée côte à côte avec le sinus dans le bord inférieur du septum que forme aux deux organes une duplicature de l'epithelium péribranchial. Lorsque ce septum atteint la cloison périentérique (fig. 4) et s'y fixe par son bord interne, la branche viscérale ascendante du 28e nerf dorsal abandonne un rameau volumineux, *N.m.tr*. Ce rameau remonte dans l'épaisseur du septum, gagne la cloison périentérique (*C.P*) et se ramifie à la face externe du Muscle trapèze (Pl. 20, figs. 5 et 6; Pl. 22, fig. 18, *N.m.tr*).

Le nerf du Muscle trapèze est donc un rameau de la branche viscérale ascendante du 28e nerf dorsal droit.

Le 28e nerf dorsal gauche fournit de même un rameau volumineux à la cloison périentérique (fig. 5, *N.x*), mais il m'a été impossible d'en établir la destination.

Au point de vue histologique, le Muscle trapèze est composé de lamelles striées; je n'ai pas pu déterminer avec certitude si les noyaux que l'on trouve disséminés ça et là dans l'épaisseur du muscle (Pl. 22, fig. 18) lui appartiennent en propre ou sont des noyaux de l'epithelium somatopleural; cette dernière hypothèse me paraît cependant la plus exacte.

## Addition aux chapitres 1 et 2.

Je regrette de n'être pas complètement d'accord avec BURCHARDT (voir Introduction, pag. 487) sur la plupart des points où ses observations



Digitized by Google

et les miennes se rencontrent, — sauf, naturellement, sur l'existence des Sinus de CUVIER et sur la valeur des Veines de W. MÜLLER. Mon regret est d'autant plus vif que l'auteur a parfaitement pressenti la portée du problème des communications entre l'appareil vasculaire et les cavités cœlomiques, et qu'il opte sans hésitationpour la solution à laquelle me conduit l'étude des vaisseaux des parois du corps. Il est même à noter la singulière exactitude avec laquelle coïncident nos deux exposés historiques de la question.

Au point de vue de la bibliographie, je me plais d'ailleurs à reconnaître qu'il relève chez divers auteurs, J. MÜLLER, STIEDA, ROLPH, GEGENBAUR, des indications sur les Sinus de CUVIER qui m'avaient complètement échappé.

Je signalerai aussi brièvement que possible les points de mes recherches que BURCHARDT a également étudiés, et les différences qui séparent ma manière de voir de la sienne.

## I. Topographie des Sinus de CUVIER et des Septa.

BURCHARDT voit de chaque côté du corps deux septa traversant plus ou moins transversalement la partie supérieure de la cavité péribranchiale; l'un est au bord antérieur, l'autre au bord postérieur du 28e segment. D'après lui, le Sinus de CUVIER droit passerait par le septum droit postérieur, et le Sinus de CUVIER gauche passerait par le septum gauche antérieur. De plus, il ajoute dans une note (pag. 766): »... Ich habe noch nach Abschluss der Arbeit einige Thiere untersucht. Bei einem derselben von 38 mm Länge fanden sich drei Septenpaare, beide Venen verlaufen im vordersten Septum, die linke sehr groß, die rechte sehr klein. Bei dem zweiten Thiere, von 42 mm Länge, fanden sich rechts 9, links 7 Septen. Die meisten derselben sind sehr reducirt« ... (et réduits à un cordon représentant leur bord inférieur).

Nous reviendrons dans un instant sur la structure que BURCHARDT assigne aux septa. Examinons d'abord le côté topographique de la question. Jamais je n'ai constaté entre les deux sinus de CUVIER droit et gauche l'écartement d'une longueur de somite et demie qu'ils présenteraient si les données de BURCHARDT étaient exactes. Chez tous les animaux que j'ai examinés, les sinus droit et gauche naissaient à la face interne ou au bord postérieur du 17e gonotome (somite 26) et leur coude siégait à la face interne du somite 28, à une distance variable du myosepte 28—29. De même, le Nerf viscéral ascendant 27 naît à l'extrémité inférieure du so-

Digitized by Google

mite 25, et s'engage dans son septum à la face interne du somite 27, et ainsi de suite; nous avons indiqué plus haut les légères variations qui pouvaient s'observer dans le trajet des branches viscérales 29, 30 et 31. Le diagramme fig. 30, Pl. 22, dont l'exactitude a été contrôlée chez une série d'individus, pourrait à ce point de vue s'appliquer aussi bien au côté gauche qu'au côté droit de l'animal.

### II. Le tissu conjonctif spécial des septa.

L'auteur n'accorde aucune importance physiologique aux septa situés en avant et en arrière des Sinus de CUVIER. Nous savons qu'ils logent dans l'épaisseur de leur bord libre les branches viscérales ascendantes de nerfs dorsaux.

Cette remarque nous dispense d'insister sur la nature de ce tissu conjonctif spécial »längsstreifig, grobfaserig, eher kernreich« qui occuperait le bord libre de tous les septa, et sur les hypothèses de BURCHARDT à propos de son origine. Ses figures 6 et 7, Pl. 19, représentent, l'une en coupe longitudinale, l'autre en coupe transversale, avec une netteté parfaite, la branche viscérale ascendante du nerf dorsal du 28e somite qui accompagne le Sinus de CUVIER.

---

## Chapitre 3.

## Branches aortiques pariétales.

La nature veineuse des troncs vasculaires longitudinaux qui courent à la face interne des poches génitales ressort déjà avec évidence de leurs connexions avec l'origine de l'Artère branchiale primaire. Elle ne nous sera cependant complètement démontrée que lorsque nous connaîtrons les voies par lesquelles leur est amené le sang qu'elles charrient.

La question qui se pose est donc celle-ci: quels sont les vaisseaux afférents qui aboutissent aux Veines cardinales? Et nous sommes amenés à examiner la circulation des parois du corps.

A. SCHNEIDER (20) a le premier décrit les branches artérielles qui naissent de l'Aorte. »Von der Aorta gehen dreierlei Zweige ab:

Digitized by Google

1) Arterien nach oben für die Muskeln der Leibeswand; 2) Arterien an der Innenfläche der Bauchhöhle; 3) Capillaren für den Darm. Obgleich die Zweige der ersten und zweiten Gruppe in ihrem Verlauf den Arterien höherer Thiere gleichen, lassen sich doch Muskeln an ihnen nicht wahrnehmen.

»Von der ersten Gruppe entspringt je ein Zweig in einem Myocomma ungefähr in der Mitte desselben. Man kann ihn nach oben verfolgen bis über die Mitte der Chorda, am weitesten in dem Kopftheil (Taf. 14 Fig. 1 *Ao* rechts). Er scheint der Gallertschicht zu folgen. Ob er sich dann fortsetzt, konnte ich nicht ermitteln. In jedem Myocomma findet sich zur Seite des Rückenmarks ein mit Blut gefüllter Raum (Taf. 14 Fig. 1 *Vm*). Dieser Raum ist jedoch, so weit ich beobachten kann, von dem entsprechenden der benachbarten Myocommata getrennt; ich habe denselben auch nicht mit der Arterie in Verbindung gesehen. Eben so wenig habe ich den Lymphraum, welcher auf der Innenseite jedes Myocomma liegt, in Verbindung mit den Arterien gesehen. Doch brauche ich wohl nicht erst zu bemerken, dass die Beobachtung dieses Punktes mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft ist.

»Die zweite Gruppe, die Arterien der Bauchhöhlenwand, entspringen an jedem Ligament und laufen auf der Innenkante des Ligamentes nach unten. Diese Zweige kann man sowohl auf Querschnitten als auch in ihrem ganzen Verlauf beobachten, wenn man ein Stück der Bauchwand durch Abreißen der Muskeln isolirt. Jede Arterie giebt mehrfach Zweige ab, welche sich jedoch nicht weit verfolgen lassen (Taf. 15 Fig. 7 *Ar*). Eine Auflösung dieser Arterien in Capillaren findet nicht statt.

»Die Zweige der dritten Gruppe sind die Capillaren des Darmes« etc.; ces rameaux intestinaux ne devant pas nous occuper, nous pouvons borner ici notre citation. J'ai tenu à reproduire textuellement les paroles de l'auteur; ses observations, dont on ne saurait trop admirer la délicatesse et la précision, sont, en effet, les seules que nous possédions sur les branches aortiques pariétales.

Langerhans (7) avait bien noté que le vaisseau génital longitudinal «abandonne un rameau à chaque segment musculaire», rameau «qui devient impossible à suivre après un court trajet ascendant, et qu'accompagne un nerf aplati et délicat» (pag. 325). Mais la figure d'ensemble où l'auteur représente ces rameaux (Pl. 14 fig. 37) ne permet pas d'y reconnaître l'extrémité inférieure des branches aortiques descendantes de Schneider, attendu qu'elle les montre obliques en

Digitized by Google

haut et en arrière, croisant presque à angle droit la direction des septa intersegmentaires. Il s'agirait plutôt ici des Veines pariétales inférieures (voir plus loin).

LANKESTER (9) cite les observations de SCHNEIDER au sujet des branches fournies par les Aortes aux arcs branchiaux, mais il ne fait aucune mention des branches aortiques pariétales. WILLEY (24) les passe également sous silence et semble en nier implicitement l'existence.

WEISS (22) seul les a revues chez ses *Amphioxus* dont les vaisseaux s'étaient injectés de particules colorées absorbées par la voie intestinale: «Besides the branches of the Aorta I was able to confirm SCHNEIDER's statement that branches are given off to the muscles of the body, passing up to the side of the notocord, and other branches to the inner face of the body-wall; these latter branches run beneath the cœlomic epithelium and more ventrally beneath the atrial epithelium; they connect the dorsal Aorta with a longitudinal vessel described by MÜLLER as running on the inner body-wall above the gonads.»

Nous laisserons de côté dans notre description les branches de l'Aorte destinées aux viscères, c'est-à-dire les capillaires de l'intestin et le réseau vasculaire des canalicules de BOVERI avec les vaisseaux branchiaux qui y aboutissent.

### A. Origine des Artères pariétales ventrales et dorsales.

L'Aorte, double dans l'étendue de la cavité branchiale, unique en arrière, est logée sous la corde dorsale, dont elle suit le trajet horizontal et antéro-postérieur. Sa direction est donc croisée obliquement par l'insertion des myoseptes sur la masse squelettique péricordale. Les Artères pariétales qui naissent de l'Aorte gagnent le bord interne du myosepte auquel elles sont destinées en se dirigeant transversalement en dehors; mais les artères dorsales sont obliques vers le haut, et les artères ventrales obliques vers le bas; il en résulte, comme on s'en rendra compte par un coup d'œil jeté sur la figure demi-schématique 30, Pl. 22, que l'Artère pariétale dorsale (*A.p.d*) et l'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) destinées à un même myosepte ne naissent pas de l'Aorte sur un même plan transversal: chaque artère dorsale naît en avant de l'artère ventrale correspondante.

Cette alternance des racines artérielles dorsales et ventrales qui naissent de chaque Aorte, se combinant avec l'alternance des

Digitized by Google

myoseptes d'un côté du corps à l'autre, il suffit qu'une coupe d'*Amphioxus* soit légèrement oblique sur le plan transversal pour que l'on puisse voir naître d'un côté une Artère pariétale dorsale, de l'autre une Artère pariétale ventrale: ainsi s'explique la figure 19, Pl. 22.

### B. Artères pariétales ventrales.

Les rapports et la distribution de ces Artères varient suivant la région du corps où on les considère. En les décrivant avec quelque détail dans la région branchiale, où elles sont le plus intéressantes, nous pourrons nous borner à quelques remarques sur leur disposition dans les autres régions.

#### 1. Région branchiale.

Les Artères pariétales ventrales, obliques à leur origine en bas et en dehors, gagnent le bord interne du myosepte auquel elles sont destinées en se glissant à la voûte du cœlome épibranchial; une mince lamelle conjonctive de la masse squelettique axiale les sépare de la somatopleure (fig. 19, Pl. 22, *A.p.v*).

Lorsqu'elle atteint son myosepte, l'Artère descend obliquement en bas et en arrière le long de son bord interne, sans plus s'écarter notablement de la ligne médiane. Elle gagne ainsi l'insertion externe ou pariétale du ligament denticulé (Pl. 22, figs. 20 à 23).

Un peu au dessus du bord externe du ligament (*L.d*), l'Artère pariétale ventrale abandonne un premier rameau, dont l'existence m'a paru parfaitement constante dans toute la région branchiale; il est facile de l'observer chez les animaux dont cette partie de l'appareil vasculaire est pleine de sang. La figure 20 en montre l'origine; c'est l'Artère supérieure du ligament denticulé (*R.lds*); elle se dirige d'abord horizontalement en arrière, et nous allons y revenir dans un instant.

L'Artère pariétale ventrale continue ensuite à descendre obliquement vers le ligament denticulé. Mais celui-ci recule devant elle, et se déprime en entonnoir: il reproduit ainsi en petit (et métamériquement) à son bord externe la disposition réalisée à son bord interne au niveau de chaque arc branchial primaire. Si nous comparons les figures 20 à 23, Pl. 22, il semblerait à première vue que l'Artère supérieure du ligament denticulé (*R.lds*), qui

Digitized by Google

naît, sur la plus antérieure des quatre coupes représentées (fig. 20), immédiatement au dessus du ligament denticulé (*L.d*), s'en éloigne ensuite en remontant vers l'arrière à la face interne de la paroi du corps (figs. 21, 22), et redescend enfin le rejoindre plus en arrière encore (fig. 23). Mais il n'en est rien, comme le démontrent les mensurations sur croquis sériés: le trajet de l'Artère supérieure du ligament denticulé est parfaitement horizontal; c'est l'insertion externe du ligament qui s'abaisse et s'éloigne du vaisseau, puis remonte et le rejoint. A l'extrémité postérieure de la dépression infundibuliforme du ligament, son Artère supérieure quitte la paroi du corps et se dirige en dedans; je la perds de vue à la face supérieure du ligament denticulé, entre l'epithelium somatopleural et la lamelle conjonctive de soutien.

Revenons à présent au tronc de l'Artère pariétale ventrale; elle a atteint (fig. 21, *A.p.v*) le fond de la dépression dont nous parlions il n'y a qu'un instant. Pour continuer son trajet descendant, elle devrait, semble-t-il, percer le ligament denticulé (*L.d*); mais celui-ci ne lui oppose en réalité aucun obstacle. La dépression qu'il forme devant elle ne se termine en effet pas en cul-de-sac: elle se prolonge vers le bas en un étroit Canal cœlomique pariétal (figs. 22 à 24, *C.coe.p*) qui suit fidèlement le bord interne du myosepte. L'Artère pariétale ventrale s'engage dans ce canal (fig. 22); l'epithelium somatopleural qui la tapissait et la fixait à la paroi du cœlome subcordal, continue à la tapisser et la fixe à la paroi du canal cœlomique pariétal.

L'insertion pariétale du ligament denticulé n'oppose donc à l'Artère pariétale ventrale qu'une barrière apparente. Au moment où elle la franchit, elle fournit un nouveau rameau, aussi constant que le premier, l'Artère inférieure du ligament denticulé (figs. 20 à 22, *R.ld.i*)[1]; cette branche se dirige en avant et en dedans, gagne la face inférieure du ligament, et s'y ramifie sous l'epithelium péribranchial. Il ne m'est pas possible de la suivre entre les rameaux du plexus nerveux que forment les branches viscérales ascendantes des nerfs dorsaux.

Enfin, au point où l'Artère pariétale ventrale s'engage dans le canal cœlomique pariétal, on voit le tissu conjonctif du myosepte

[1] Ce rameau naissait trois coupes en arrière de celle que j'ai représentée fig. 22 et croisait le bord postéro-supérieur du canal cœlomique pariétal.

Digitized by Google

parcouru par des lacunes dans lesquelles l'hématoxyline-éosine révèle souvent la présence d'un caillot sanguin (fig. 22 bis, Pl. 22, *l.s*). Ces lacunes sont simplement dues à l'écartement des faisceaux de fibrilles qui constituent la charpente du myosepte, comme on peut s'en assurer par la coloration de VAN GIESON, et je ne suis pas parvenu à me convaincre qu'elles possèdent une paroi propre nucléée. Cependant, il est hors de doute que ces lacunes communiquent avec l'Artère pariétale ventrale, et je ne crois pas que l'on puisse, en raison de leur localisation, les confondre avec les fissures artificielles que l'action des réactifs produit si facilement dans la cutis de l'*Amphioxus*. J'avais cru voir ces lacunes aboutir d'autre part au muscle droit sous son revêtement sclérotomial (feuillet aponévrotique), mais cette interprétation me paraît aujourd'hui douteuse. Nous verrons des lacunes semblables s'ouvrir dans l'Artère pariétale dorsale, et nous reviendrons alors sur leur signification.

Où va le canal cœlomique, et où va l'Artère pariétale ventrale?

L'animal auquel sont prises les figures 20 à 24 est un mâle arrivé presque à maturité sexuelle. C'est chez les individus dont les glandes génitales sont très développées qu'il est le plus facile d'étudier la première partie du trajet des Artères pariétales ventrales, et les branches qui en naissent: ces vaisseaux sont chez eux généralement gorgés de sang.

Mais les glandes génitales volumineuses emplissent et distendent leur poche périgonadiale; elles s'appliquent contre leurs voisines, et la paroi qui les sépare n'épouse pas l'obliquité des myoseptes mais se rapproche de la verticale. Les glandes s'étendant de plus en plus dans le sens vertical ne tardent pas à déborder le bord postéro-supérieur de leur somite originaire, et à empiéter largement sur la face interne du somite suivant. Elles décollent ainsi l'epithelium péribranchial et refoulent au dessus d'elles le canal cœlomique pariétal qui longeait le myosepte primitivement situé derrière elles.

Il en résulte que chez les animaux à glandes génitales très développées, le canal cœlomique pariétal se présente dans sa partie inférieure tel qu'il est représenté fig. 24 (*C.coe.p*). On peut le suivre horizontalement plus ou moins loin au dessus de la poche génitale distendue, mais on finit toujours par le perdre; le plus souvent, la cloison qui le sépare du cœlome périgonadial, amincie et distendue, s'est rompue; fut-elle même demeurée intacte, l'accolement des

Digitized by Google

glandes à leurs voisines ne permettrait pas d'étudier la destinée du canal cœlomique pariétal, et on va comprendre pourquoi.

Adressons nous donc à des individus à glandes génitales peu développées, où rien ne masque la disposition primitive. Tel est le jeune mâle qui nous a fourni les figures 25 à 29.

Figure 25, nous trouvons notre Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) au bord interne du myosepte, logée dans son canal cœlomique pariétal (*C.coe.p*); une distance considérable sépare encore le vaisseau et le canal de la voûte du cœlome périgonadial (*G.coe.IV*, 4e poche génitale gauche).

L'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) et le canal cœlomique (*C.coe.p*) continuent leur trajet descendant au bord interne du myosepte (*Ms*), et atteignent la voûte du cœlome périgonadial (fig. 26, *G.coe.IV*); ils l'atteignent immédiatement en avant de la cloison qui sépare la 4e poche génitale de la 5e: l'extrémité antéro-supérieure de cette cloison, oblique en bas et en arrière apparaît en effet coupée tangentiellement deux coupes plus loin (fig. 27).

Le vaisseau abandonne le canal cœlomique et le myosepte (fig. 26, *A.p.v*); il descend le long du bord interne de la cloison qui sépare les deux poches génitales, et se jette (fig. 27) dans la Veine cardinale (*V.C.a*): dans la Veine cardinale postérieure s'il s'agit d'une artère située en arrière du 26e somite, dans la Veine cardinale antérieure s'il s'agit (comme c'est le cas sur nos figures) d'une artère située en avant de ce 26e somite.

Le canal cœlomique pariétal (*C.coe.p*) croise le bord supérieur de la cloison intergonadiale (fig. 27); derrière cette cloison il s'élargit brusquement vers le bas et s'ouvre dans la 5e poche génitale (fig. 28, *G.coe.V*).

La figure 30, Pl. 22, résume les données que nous avons acquises sur le trajet des Artères pariétales ventrales, sur leurs relations avec les canaux cœlomiques pariétaux, et sur les relations de ces derniers avec le splanchnocèle d'une part et le cœlome périgonadial d'autre part. Il est inutile de nous attarder à des redites; si le lecteur a bien voulu nous suivre jusqu'ici pas à pas, un simple coup d'œil sur la figure 30 groupera les faits dans son esprit mieux que toute description.

**Canaux cœlomiques pariétaux.** Il résulte de ces observations que les Artères pariétales ventrales sont, dans toute la partie de leur trajet qui s'étend depuis le ligament denticulé jusqu'au bord

Digitized by Google

supérieur des poches génitales, logées dans un long et étroit canal cœlomique. Ces canaux se répètent métamériquement au bord interne de chaque myosepte dans l'étendue de la région du corps où existent des gonotomes. Chacun d'eux met en communication la cavité du cœlome épibranchial ou subcordal avec une cavité cœlomique périgonadiale.

Cette communication n'a rien qui doive étonner; les auteurs qui, comme HATSCHEK (4), firent des poches génitales une portion segmentée détachée du cœlome épibranchial, avaient théoriquement admis l'union morphologique de ces deux cavités; BOVERI (1, 2) constata cette union d'une façon positive. «Entre les chambres génitales et la portion du cœlome située à droite et à gauche au dessus de la cavité péribranchiale, on peut» dit-il «suivre dans la couche dermique gélatineuse recouverte par l'ectoderme péribranchial une double couche de cellules plates ... A l'angle inférieur du cœlome subcordal, cette lame mésodermique se termine dans l'épaisseur de la lamelle de soutien et ne paraît pas se continuer avec l'epithelium du cœlome.» Les figures 5*a*, *b*, *c* de l'auteur représentent l'extrémité supérieure de la trainée cellulaire en question (*ml*), et, chose à noter, précisement au point où un myosepte vient de croiser le bord externe du ligament denticulé et où, par conséquent, devrait passer une Artère pariétale ventrale.

La double couche de cellules plates de BOVERI délimite, comme nous l'avons vu, une cavité, et cette cavité communique en certains points bien définis avec la cavité du cœlome subcordal. La question qui se pose est donc celle-ci: la lame cellulaire décrite par BOVERI est-elle continue ou participe-t-elle à la métamérisation des poches génitales? Il résulte de nos observations que cette seconde alternative est la vraie: l'union entre le cœlome subcordal et les poches génitales est réalisée par une série de canaux cœlomiques pariétaux métamériquement disposés au bord interne des myoseptes. On trouve, il est vrai, d'autres noyaux dans la charpente conjonctive entre la voûte des poches génitales et l'insertion pariétale du ligament denticulé, et ces noyaux ne sont pas localisés au bord interne des septa, mais s'observent également à la face interne des myotomes. Seulement, ils ont une toute autre signification: il ne faut pas oublier, en effet, que sous l'epithelium péribranchial montent à ce niveau les rameaux viscéraux ascendants des nerfs dorsaux, et que ces nerfs, larges et minces, étalés sous l'epithelium, possèdent sur leur trajet de nombreux noyaux cellulaires.

Digitized by Google

Afin de conserver au présent travail son caractère descriptif, je n'insisterai pas ici sur la valeur morphologique des canaux cœlomiques pariétaux. J'aurai dans une très prochaine note l'occasion de revenir sur ces communications entre la cavité des protovertèbres et la cavité des lames latérales, et d'en examiner la disposition métamérique.

### 2. Région rétrobranchiale.

Le ligament denticulé se continue en arrière dans la cloison périentérique; aux insertions externes du premier font suite les insertions supérieures de la seconde. La cavité cœlomique péri-intestinale est réduite à une fente étroite entourant le tube digestif, et la cavité péribranchiale remonte jusque sous l'Aorte.

Les Artères pariétales ventrales, se détachant de l'Aorte et se glissant transversalement à la face inférieure de la masse conjonctive axiale, croisent donc près de leur origine l'insertion supérieure de la cloison périentérique. Chaque artère fournit à cette cloison un rameau qui rejoint les branches nerveuses venues des nerfs viscéraux ascendants (Pl. 21, figs. 15 et 16[1]). Ces rameaux vasculaires correspondent évidemment aux branches que nous avons décrites dans la région branchiale sous le nom d'Artères du ligament denticulé.

L'Artère pariétale ventrale descend alors le long du bord interne de son myosepte et se termine dans la Veine cardinale postérieure. Là où existent des poches génitales, on en voit partir un canal cœlomique pariétal, mais il ne remonte à l'état de canal perméable que jusqu'à peu de distance de son origine; plus haut, il se réduit à une trainée cellulaire qu'il est difficile de suivre sans la confondre avec les noyaux des Nerfs viscéraux ascendants; je doute qu'elle s'étende jusqu'à l'epithelium du cœlome périintestinal.

### 3. Région céphalique.

Je l'ai peu examinée; on trouve une artère pariétale ventrale au niveau de chaque myosepte, jusqu'au premier. Là où règne le glomus, c'est lui qui fournit les Artères du côté droit.

Comme je le disais au premier chapitre, il m'a été impossible de suivre la Veine cardinale antérieure au delà du point où le

[1] La coupe représentée fig. 16 passe par un plan un peu antérieur à celui de la coupe représentée fig. 15.

Digitized by Google

cœlome subcordal s'étendant de plus en plus vers le bas à mesure que la hauteur des arcs branchiaux diminue, le ligament denticulé atteint par son bord externe le bord inférieur des somites (Pl. 21, fig. 7, *V.C.a*). La Veine cardinale reçoit à ce niveau l'Artère pariétale ventrale du myosepte 6—7. Plus en avant, je ne retrouve plus la Veine, et ne puis suivre les Artères jusqu'à leur extrémité inférieure.

### C. Artères pariétales dorsales.

Schneider (**20**) ne réussit à suivre les branches pariétales ascendantes de l'Aorte que jusqu'à mi-hauteur de la corde dorsale, c'est-à-dire jusqu'à leur arrivée au bord du myosepte auquel elles se rendent. Leur trajet ultérieur ne peut en effet être étudié qu'à l'aide de coupes sériées très minces et parfaitement réussies, chez des individus fixés et conservés de façon irréprochable. C'est ici avant tout une question de technique, mais encore, si l'on dispose même d'un matériel aussi favorable qu'on le peut désirer, cette recherche ne va-t-elle pas sans quelque difficulté.

Ce qui fait de l'étude et de la description des Artères dorsales le chapitre le plus laborieux de notre travail, c'est la topographie assez compliquée de la région qu'elles traversent. Quelques remarques préliminaires sont encore une fois nécessaires, afin de rendre nos figures 31 à 35, Pl. 23, facilement intelligibles.

1. On connait la disposition en V largement ouvert vers l'arrière des somites de l'*Amphioxus*; les deux branches de ce V s'unissent à angle obtus au niveau de la corde dorsale, de telle façon que chaque segment reçoit dans la concavité de son coude le sommet du segment qui le suit, son propre sommet s'emboîtant comme un coin dans la concavité du segment qui le précède.

Sur une coupe transversale passant un peu en arrière du coude d'un somite, celui-ci apparaît coupé deux fois (figs. 33 à 35, Pl. 23, 18e somite droit, *XVIII*), et entre ses deux bras, supérieur (*XVIII s*) et inférieur (*XVIII i*), est intéressé le sommet du somite suivant (XIX). Plus en avant (fig. 32) les deux bras du somite 18 convergeant de plus en plus, le sommet du somite 19 se réduit d'autant. Plus avant encore (fig. 31) nous passons par le sommet du somite 18, dont les deux bras sont réunis.

Mais il faut noter que la cloison mitoyenne qui sépare deux somites consécutifs n'est pas transversale, mais oblique en arrière et

Digitized by Google

en dehors. Ainsi s'explique l'aspect de la figure 32: les deux bras du somite 18 se rejoignent déjà en dehors, alors qu'en dedans s'étend encore le somite 19. L'extrême pointe de ce dernier se voit encore fig. 31. L'obliquité des myoseptes a pour conséquence que le coude de chaque somite se prolonge en s'effilant vers l'avant, sous forme d'une pyramide à trois faces, accolée par sa face interne à la corde dorsale, et interposée entre cette dernière en dedans et le coude du somite précédent en dehors.

2. La masse musculaire du somite s'insère à ses parois antérieure et postérieure; elle est séparée de la paroi conjonctive externe du somite par une fente virtuelle (*Mcl*), reste du myocèle embryonnaire; elle est séparée de la paroi conjonctive interne du somite par un espace cœlomique, le sclérocèle (*scl*), que délimite une couche d'epithelium plat.

La plus grande partie des éléments musculaires du somite appartiennent au Muscle pariétal (*M.Pa*) dont les lamelles constituantes s'étendent horizontalement de la cloison antérieure à la cloison postérieure. Mais à la face interne du Muscle pariétal, s'étend une lame musculaire spéciale, le Muscle droit de SCHNEIDER (*M.Dr*). Ce Muscle droit, comme on le sait, n'existe que dans le bras inférieur du segment; ses lamelles, verticales, s'y insèrent ventralement à la paroi antérieure (ici en même temps inférieure) et dorsalement à la paroi postérieure (et supérieure). Au niveau du coude du somite, la paroi postérieure qui montait obliquement en haut et en avant s'incline brusquement en arrière; le Muscle droit n'y trouvant plus de point d'attache s'arrête et forme un bord libre oblique en bas et en avant. Sur les coupes représentées figs. 34 et 35, le Muscle droit (*M.dr*) est intéressé dans toute sa hauteur et s'insère à la paroi postéro-supérieure du somite; fig. 33, on le voit s'écarter un peu de cette paroi, à laquelle le relie une bande de tissu conjonctif faisant office de tendon; enfin figs. 32 et 31 son bord supérieur est devenu libre.

Remarquons en passant que le feuillet d'epithelium sclérotomial qui tapisse la face interne du Muscle droit se réfléchit au niveau de son bord libre pour tapisser toute l'étendue de sa face externe, et remonter ensuite à la face interne du Muscle pariétal (figs. 31 à 35). Une fente cœlomique dépendant du sclérocèle (*scl*) sépare donc les deux masses musculaires; c'est dans cette fente que descendent les fibres inférieures de la racine nerveuse ventrale (*N.V*), engaînées elles aussi par l'epithelium plat du sclérotome.

Digitized by Google

Ce fait est pour nous important, car il touche, comme nous le verrons, à la question des communications entre l'appareil vasculaire et les cavités cœlomiques: la substance musculaire du somite est renfermée dans un sac clos; les espaces compris entre les lamelles musculaires ne communiquent en aucun point avec le sclérocèle, et le sang que les Artères déversent dans les fentes intramusculaires n'arrive nullement par ce fait dans une cavité cœlomique.

3. Nous n'avons pas à insister sur le trajet du Nerf ventral. L'inspection des figures 31 et 32 renseigne suffisamment sur les relations du Nerf ventral du Somite 18 (*N.V*) avec le prolongement antérieur du somite 19. Le tunnel fibreux dans lequel s'engagent à leur origine les fibres nerveuses de la racine ventrale n'est qu'une dépendance du sclérocèle; c'est ce tunnel que LANKESTER (9) représente dans sa fig. 1, Pl. 36A (côté gauche) avec l'indication: «clot». Une gaîne d'epithelium sclérotomial accompagne le nerf et ses branches dans la fente cœlomique qui sépare les Muscles droit et pariétal.

Ces quelques détails anatomiques étant rappelés, l'intelligence des figures 31 à 35, Pl. 23 ne présente plus de difficulté, et il sera facile d'y tracer le trajet des Artères pariétales dorsales.

Chaque Artère pariétale dorsale naît de l'Aorte, comme nous l'avons dit, en avant de la racine de l'Artère ventrale correspondante. Elle se dirige alors en haut et en dehors à travers le tissu conjonctif sous-cordal, et gagne le bord interne d'un myosepte. Mais l'Artère appartient au somite situé en avant de la cloison à laquelle elle se rend: l'Artère pariétale dorsale représentée sur nos figures 31 à 35, qui gagne le myosepte 18—19, se distribuera au somite 18. Aussi voyons-nous l'Artère aborder ce myosepte par sa face antérieure («inférieure» sur une coupe transversale, puisque nous sommes au niveau du bras inférieur du somite); elle s'insinue entre la lame conjonctive du septum et l'epithelium sclérotomial de sa face antérieure (fig. 33, *A.pd*), au point où la paroi postérieure du somite se continue dans sa paroi interne.

**Artère du Muscle droit.** C'est précisément au niveau où l'Art. pariétale dorsale atteint le myosepte, que le Muscle droit s'arrête et perd ses insertions supérieures (fig. 33, *M.Dr*); le tissu conjonctif du myosepte se soulève et forme une petite crête prismatique à laquelle se fixent les fibres les plus antérieures du Muscle. La coupe qui précède immédiatement celle représentée fig. 33, nous a donné la figure 36, dessinée à un grossissement plus fort. Le Muscle droit

Digitized by Google

(*M.Dr*) est presque complètement détaché du myosepte; la lamelle conjonctive, qui l'y fixait encore largement fig. 33, est très amincie et va s'interrompre. L'Artère pariétale ascendante (*A.p.d*) passe précisément dans le myosepte à la base de cette lamelle tendineuse: elle abandonne dans l'épaisseur de son bord antérieur une branche destinée au Muscle droit (*A.md*). Ce rameau, très court, s'ouvre et déverse le sang dans les interstices qui séparent les lamelles musculaires; sur les coupes en parfait état, colorées à l'hématoxyline-éosine, on voit s'étendre à partir de l'artère de longues traînées de plasma sanguin coagulé qui descendent entre les lamelles jusqu'à l'extrémité inférieure du muscle.

Il est une disposition assez fréquente qui permet de constater avec une singulière netteté l'existence de l'Artère du Muscle droit; la fig. 37 nous en offre un exemple. Parfois, le Muscle droit (*M.dr*) s'arrête un peu plus bas que de coutume; il reste alors relié à la paroi interne du somite par un mince meso formé de deux feuillets d'epithelium sclérotomial adossés. L'Artère pariétale dorsale (*A.p.d*) abandonne dans ce cas son rameau pour le Muscle droit (*A.md*) avant d'atteindre le bord interne du myosepte, et cette artériole gagne les espaces interlamellaires du muscle en traversant le meso dont nous venons de parler. Sa paroi propre est parfaitement nette sous l'epithelium cœlomique qui l'engaîne, et un noyau cellulaire nous montre qu'il s'agit ici d'un endothelium. Sur la coupe qui précède immédiatement celle représentée fig. 37, l'Artère pariétale dorsale, continuant son trajet ascendant, atteint le bord interne du myosepte.

**Rameaux du Muscle pariétal.** L'Artère pariétale dorsale, à son arrivée dans le myosepte, fournit également un ou plusieurs rameaux au Muscle pariétal (fig. 36, *A.mp*). Ces rameaux courent dans le tissu conjonctif du myosepte sous l'epithelium sclérotomial, et atteignent le muscle à son bord interne, après avoir croisé les fibres descendantes du Nerf ventral (*N.V*). La fig. 36 nous montre un de ces rameaux débouchant entre les lamelles musculaires; l'hématoxyline-éosine met en évidence entre les lamelles du M. pariétal les mêmes traînées de sang coagulé que dans le Muscle droit, et ces traînées, divergeant à partir du vaisseau, parcourent toute la hauteur du muscle.

D'après ces observations, les Muscles droit et pariétal nous apparaissent comme des sacs clos, dans lesquels les lamelles musculaires baignent de toutes parts au milieu du liquide sanguin. L'artère du Muscle droit, le ou les rameaux du Muscle pariétal y amènent



Digitized by Google

le sang; nous aurons à nous demander par la suite quelle voie il suit pour rejoindre les veines des parois du corps.

Dans toute la largeur du myosepte, de son bord interne à son bord externe, sont, à ce même niveau, creusées des lacunes, souvent vides et affaissées, parfois pleines de sang et bien visibles (fig. 36, *l.s*). On peut, en examinant attentivement de nombreuses Artères pariétales dorsales à leur entrée dans les myoseptes, y voir s'ouvrir de ces lacunes. La même question se pose ici, qui se posait déjà au sujet des lacunes que nous avons vues naître des Artères pariétales ventrales à leur entrée dans les Canaux cœlomiques pariétaux. Un examen très attentif ne m'a pas permis de leur reconnaître une paroi endothéliale, cependant la nature vasculaire de ces espaces qui sillonnent le tissu conjonctif des septa à certains niveaux bien déterminés ne me semble pas douteuse.

Reprenons à présent le tronc de l'Artère pariétale dorsale, et poursuivons-la dans son trajet ascendant. Les figures 33, 32, 31 nous la montrent (*A.p.d*) montant obliquement le long du bord interne du myosepte, en compagnie du Nerf ventral (*N.V*). Au dessus d'elle, le somite de rang suivant (XIX sur nos figures) va se réduisant progressivement; sur la coupe fig. 31, il n'en reste plus que quelques fibres musculaires et une étroite fente de sclérocèle. Le Nerf ventral (*N.V*) contournant la pointe de ce somite (XIX) atteint le système nerveux central (*S.N*). L'artère, comme le somite 18 tout entier, effectue son coude, que nous montre la fig. 31. Nous l'avions suivie d'arrière en avant de la figure 33 à la figure 31, nous allons devoir la suivre d'avant en arrière de la figure 31 à la figure 35. Sur la fig. 32, nous la retrouvons, toujours dans l'épaisseur du myosepte 18—19, au dessus du sommet du 19e somite, et sous le tunnel fibreux qui loge la racine nerveuse ventrale à sa sortie de la moelle. Figure 33, ses rapports sont les mêmes, mais elle s'est élevée à mesure que le 19e somite s'épaissit. Figure 34, le myosepte 18—19 est coupé tangentiellement, et l'artère y monte verticalement pour atteindre la racine nerveuse dorsale (*N.D*), qu'elle rejoint près de sa terminaison à la moelle, fig. 35.

A partir de ce point, l'Artère pariétale dorsale devient extrêmement difficile à suivre, et je ne suis pas parvenu à me faire de sa destinée ultérieure une idée parfaitement sûre. Les faits qui suivent demanderaient donc à être contrôlés.

Tout d'abord, il me paraît certain qu'au point où l'Artère rejoint la racine nerveuse dorsale, elle donne naissance à un nouveau sy-

Digitized by Google

stème de lacunes comparables aux lacunes déja étudiées à propos des myoseptes. J'ai pu voir de ces espaces s'ouvrir dans l'artère, et les suivre jusqu'au dos du système nerveux central et à la base de la nageoire dorsale, mais leur terminaison m'est restée inconnue.

Mais que devient l'Artère elle-même? Je crois qu'elle s'unit au nerf dorsal, de telle façon que les fibres nerveuses baignent dans le plasma sanguin, comme y baignent, ainsi que nous l'avons vu, les lamelles des Muscles droit et pariétal. L'artère accompagnerait ainsi le nerf dorsal (ou du moins sa branche ventrale, seule examinée) dans tout son trajet, et cela nous expliquerait ce fait, relevé par différents auteurs, que l'*Amphioxus* ne possède pas — ou plutôt paraît ne pas posséder — de vaisseaux cutanés.

Je ne présente toutefois cette interprétation que comme une hypothèse que les faits me font considérer comme extrêmement vraisemblable, mais qui demanderait à être vérifiée sur le vif en alimentant des animaux avec des particules colorées, comme le firent Weiss et Boveri. Elle cadre assez bien avec les observations de différents auteurs, et mes propres observations plaident vivement en sa faveur.

On a décrit, et décrit assez différemment, divers systèmes de canaux qui parcourent les couches conjonctives sous-épidermiques de l'*Amphioxus*. Dès 1845, Quatrefages (15) crut voir, chez l'*Amphioxus* vivant, un mouvement circulatoire se produire dans des lacunes creusées en différents points du corps, notamment sous l'épiderme. Marcusen (12), reprenant ces observations, décrivit sous le nom de capillaires et rattacha à l'appareil circulatoire une foule de canaux et d'espaces sous-cutanés de nature évidemment très différente. Reichert (17) et Stieda (21), qui étudièrent de très près ces formations, ne les virent en communication nulle part avec des vaisseaux et nièrent, ou du moins mirent en doute la nature vasculaire que leur attribuait Marcusen.

Il est bien démontré aujourd'hui que certaines des cavités au sujet desquelles le doute était encore permis alors (cavités métapleurales, cavités de la nageoire dorsale, etc.) n'ont rien à voir avec la circulation; cependant les observations de Quatrefages et une partie de celles de Marcusen restent debout, et il n'est pas permis de nier a priori l'existence de courants sanguins sous l'épiderme. Quel trajet suivent-ils, c'est le point à examiner.

D'autre part, sans entrer dans la question, si obscure et si controversée, de la structure et de la genèse des racines nerveuses dor-



Digitized by Google

sales de l'*Amphioxus*, nous rappellerons qu'il semble aujourd'hui bien établi que les nombreux noyaux cellulaires disséminés sur leur trajet sont d'origine névroglique. HEYMANS & VAN DER STRICHT (6), qui en fournirent la preuve embryologique, n'excluent cependant pas la possibilité, pour un bon nombre de ces noyaux, d'être d'origine différente, mésodermique.

C'est ce que mes observations m'amènent également à conclure. Lorsqu'on examine attentivement sur des coupes transversales les racines nerveuses postérieures ou leur branche descendante, on peut y constater l'existence de noyaux de deux espèces. Les uns, très petits, très chromophiles, interposés entre les fibres nerveuses, représentent certainement les éléments névrogliques propres au nerf; les autres, moins nombreux, moins chromophiles, sont irrégulièrement disséminés à la périphérie du nerf, auquel ils semblent constituer une gaîne. Le fait est surtout facile à observer lorsque le nerf est légèrement rétracté. Les fibres nerveuses, pâles, homogènes et légèrement onduleuses forment un faisceau au milieu duquel sont répandus les noyaux de névroglie, et ce faisceau lui-même est logé dans un espace dont nos noyaux de la seconde espèce tapissent la paroi. Ces noyaux appartiennent-ils à une gaîne endothéliale et l'espace qu'ils délimitent autour du nerf revenu sur lui-même peut-il être considéré comme un canal se rattachant à l'appareil circulatoire? Cela me paraît vraisemblable; ce serait le long de ces espaces périnerveux que se produiraient les courants de liquide plasmatique observés par QUATREFAGES et MARCUSEN. A vrai dire, je n'y ai constaté que rarement la présence de coagula vivement colorés par les réactifs, tels qu'on les observe dans le tronc de l'Artère pariétale dorsale. Leur présence, d'ailleurs, ne prouve, comme on sait, rien en faveur de la nature vasculaire d'une cavité.

Lorsque l'Artère pariétale dorsale atteint la racine nerveuse postérieure, elle semble. avons-nous dit, se perdre dans cette racine; le nerf permet déjà de distinguer à ce niveau les deux espèces de noyaux que nous avons distingués plus haut. Dans son trajet sous-épidermique, la branche descendante du nerf dorsal croise, en raison de sa faible obliquité, le bord externe de plusieurs myoseptes; en ces points, le canal qui la loge me paraît se dilater et fournir dans l'épaisseur du myosepte des lacunes comparables aux lacunes que nous avons vues naître de l'artère pariétale ventrale lorsqu'elle croise le ligament denticulé, ou de l'artère pariétale dorsale à son arrivée au myosepte. Enfin, lorsque le nerf atteint le bord inférieur de la

Digitized by Google

rangée des somites et y abandonne sa branche viscérale ascendante, je vois apparaître sur les coupes, en rapport immédiat avec l'origine de ce rameau viscéral, un vaisseau qui se trouve représenté sur les figures 27, 28, 29 de notre Planche 22 (*V.pi*). Cette Veine pariétale inférieure passe, dans la région génitale où elle est surtout bien observable, par la cloison intergonadiale (fig. 28) et se jette dans la Veine cardinale (fig. 27).

Rapprochons ces différents faits: fusion de l'Artère pariétale dorsale avec la racine nerveuse dorsale correspondante, structure spéciale de cette racine logée dans une gaîne endothéliale, existence de lacunes qui se détachent du canal entourant le nerf au point où celui-ci croise des myoseptes, et s'enfoncent dans leur épaisseur, enfin relations intimes de la Veine pariétale avec le nerf. Il me semble éminemment probable que nous sommes ici partout en présence de l'Artère pariétale dorsale: lorsqu'elle a rejoint la racine nerveuse dorsale, elle s'y joint, l'accompagne dans le myosepte, accompagne sa branche descendante dans tout son trajet sous-cutané, et ne l'abandonne qu'à l'extrémité inférieure des somites pour se jeter dans la Veine cardinale.

Un point resterait à éclaircir dans cette description du trajet et du mode de distribution des branches aortiques pariétales. Nous savons par quelle voie le sang est amené aux muscles des somites: les Artères du Muscle droit et du Muscle pariétal le déversent comme dans un sac clos entre les lamelles musculaires. Mais je n'ai pas réussi à déterminer avec certitude par quelle voie le sang quitte ces muscles et regagne la Veine cardinale. Je serais tenté de considérer comme jouant le rôle de vaisseaux musculaires efférents les lacunes, creusées dans l'épaisseur du tissu conjonctif, qui se détachent à différents niveaux des Artères pariétales et s'enfoncent dans l'épaisseur des myoseptes.

## Addition au Chapitre 3.

Veine Communicante antérieure accessoire de BURCHARDT (loc. cit., pag. 338 sqs.).

En étudiant la façon dont se termine à son extrémité antérieure le cœlome périhépatique, BURCHARDT signale une modalité à laquelle il attache une importance morphologique considérable. Chez un tiers des individus examinés, il voit l'extrémité antérieure du cœlome périhépatique se prolonger vers l'avant en un tube, qui s'accole à

Digitized by Google

la paroi du corps après un trajet plus ou moins long et s'ouvre à l'angle externe du cœlome subcordal. Ce canal (»parietaler Längscanal«) conduit un rameau vasculaire, prolongement antérieur de la Veine sus-hépatique, et dans un cas «exceptionnellement favorable», ce vaisseau, gorgé de sang, pouvait être suivi non seulement jusqu'à la paroi du corps mais jusqu'à la Veine de W. MÜLLER droite: il établissait donc une communication entre la Veine sus-hépatique et la Veine de W. MÜLLER droite, comme le fait plus en arrière le Sinus de CUVIER droit: d'où le nom de Veine communicante antérieure accessoire que lui donne l'auteur.

Je ne suivrai pas l'auteur dans ses considérations sur l'ontogénèse possible ou probable du canal cœlomique en question, et je m'abstiendrai de discuter la fragile homologie qu'il croit apercevoir entre sa «Veine communicante accessoire» et une Veine vitelline de Vertébré. A ce rapprochement et aux conclusions qu'il en tire au sujet de la phylogénèse de l'œuf alécithique de l'*Amphioxus* s'opposent un certain nombre de questions préalables.

Le »parietale Längscanal«, s'il n'est pas rare, est cependant une disposition anormale; cette disposition résulte-t-elle d'une anomalie de développement, auquel cas elle pourrait avoir une valeur morphologique, ou n'est-elle qu'un accident pathologique? Le travail de BURCHARDT ne permet pas de se prononcer. Ces adhérences accidentelles, ces brides qui traversent la cavité péribranchiale, accompagnées toujours d'un développement anormal de la vascularisation et parfois de la formation de véritables lacs sanguins[1] sont fréquentes chez les *Amphioxus* adultes; c'est ainsi, je dois l'avouer, que j'avais considéré le »parietale Längscanal« lorsqu'il me tomba deux ou trois fois sous les yeux, et je n'y avais pas attaché plus d'importance qu'aux adhérences que j'observai une fois entre l'extrémité antérieure du cœlome périhépatique et la face inférieure du ligament denticulé.

BURCHARDT ne nous indique pas à quel niveau son »parietaler Längscanal« atteint la paroi du corps. Il semblerait d'après ses figures qu'il n'y eut à ce point de vue aucune fixité, l'union se faisant indifféremment au milieu de la face interne d'un somite ou au bord interne d'un myosepte; j'ai moi-même contrôlé cette varia-

[1] Lacs dépourvus d'endothelium. BURCHARDT ne représente nulle part de noyaux dans la paroi de ses vaisseaux, ce qui augmente la difficulté d'interpréter ses figures.

Digitized by Google

bilité, et puis ajouter que ce n'est même pas toujours au niveau du même somite ou du même myosepte que se termine le canal, ce qui est difficile à concilier avec une valeur phylogénétique quelconque du vaisseau qu'il accompagne.

Le »parietale Längscanal« ne s'ouvre en réalité pas dans le cœlome subcordal, mais se termine en cul-de-sac; l'auteur me semble avoir confondu son extrémité externe avec le canal cœlomique pariétal qui longe le bord interne des myoseptes et sur lequel son attention n'était pas attirée.

Quant au cas unique où le vaisseau logé dans le «Canal longitudinal pariétal» pouvait être suivi jusqu'au Vaisseau de MÜLLER, il est difficile de l'apprécier, l'auteur n'ayant nulle part dans ses figures tenu compte des artères pariétales ventrales; le vaisseau tel qu'il est figuré Pl. 25, série 10, fig. 9[a] atteint la paroi du corps au point où un myosepte croise le bord externe du ligament denticulé, c'est-à-dire précisément là où une artère pariétale ventrale doit s'enfoncer dans un canal cœlomique pariétal. Qu'est donc le vaisseau représenté fig. 9[a], qu'est l'espace qui l'entoure, il est difficile de le dire; mais il semble bien qu'on soit ici en présence d'une anastomose en tout cas anormale et vraisemblablement pathologique entre le rameau vasculaire du »parietalen Längscanal« et une Artère pariétale ventrale.

En résumé, il me paraît extrêmement douteux que la «Veine communicante accessoire» de BURCHARDT doive rentrer dans un schema de l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus*.

## Chapitre 4.

### Vascularisation des Glandes génitales.

Dans la cloison mitoyenne qui sépare deux poches génitales voisines descend une Artère pariétale ventrale, et monte une Veine pariétale inférieure, extrémité d'une Artère pariétale dorsale. Ces deux vaisseaux se jettent dans la Veine cardinale, et n'ont aucun rapport avec les glandes sexuelles.

Vers le milieu de la longueur de chaque poche génitale, la Veine

Digitized by Google

cardinale (antérieure ou postérieure suivant le numéro du gonotome examiné) passe sur le hile d'une glande sexuelle. Elle est à ce niveau directement en contact avec l'epithelium germinatif, et fournit à l'organe ses vaisseaux ovariens ou testiculaires.

LANGERHANS (7) a très exactement décrit le mode de distribution de ces vaisseaux. Pour le testicule en particulier, il signale la façon dont les branches de division de la «Veine testiculaire» rayonnent en se ramifiant et s'anastomosant à la face interne de la glande, en contournent les bords, et se répandent à sa face externe. J'ai moi-même (10) confirmé ses observations à propos de l'ovaire, et précisé quelque peu, au point de vue histologique, les relations des rameaux vasculaires avec la glande et avec le feuillet viscéral de l'epithelium cœlomique qui la tapisse. Je renvoie pour le détail à ces descriptions.

Mais il est un point sur lequel il nous faut arrêter un instant. C'est en vain qu'on chercherait une artère amenant au testicule ou à l'ovaire le sang qu'à première vue on en peut supposer emmené par les Vaisseaux génitaux, affluents des Veines cardinales. Ce vaisseau afférent n'existe pas, et la vascularisation des ovaires comme des testicules est exclusivement sous la dépendance des Veines cardinales. L'examen d'une foule de glandes, tant mâles que femelles, à tous les stades de leur développement, ne m'a laissé aucun doute à ce sujet.

Comment donc les Veines cardinales, auxquelles les glandes sexuelles sont suspendues par un court pédicule vasculaire, peuvent-elles, à elles seules, en assurer la vascularisation? Je ne suis pas parvenu à trancher la question. Peut-être faut-il admettre l'existence d'une circulation collatérale, d'un courant sanguin greffé sur la Veine cardinale au niveau de chaque glande? En ce qui concerne les testicules, la disposition des vaisseaux est très favorable à cette hypothèse; en effet, la Veine cardinale fournit à chaque glande mâle quatre à cinq branches, branches qui naissent isolément du tronc veineux, et s'échelonnent sur toute la longueur de l'organe; la plus antérieure en atteint l'extrémité antérieure, la plus postérieure (Pl. 22 fig. 26, *V.t*) en atteint l'extrémité postérieure. Mais il n'en est pas de même pour les ovaires: la Veine cardinale ne donne à chaque ovaire qu'un seul vaisseau ovarien, ou, au maximum, deux vaisseaux qui naissent côte-à-côte; admettre une circulation collatérale est donc ici difficile ou impossible.

Digitized by Google

## Addition au Chapitre 4.

BURCHARDT (loc. cit. pag. 769): »Diese Arterien [pariétales inférieures] habe ich wiederholt auf Schnitten, wenn auch nicht bis an die Gonaden, so doch bis dicht oberhalb derselben verfolgen können. Für ihren Eintritt in die Gonaden giebt es nur eine mögliche Stelle, d. i. der am hinteren Pole befindliche Stiel derselben, mit dem sie an die innere Bauchfascie befestigt ist. Es ist nicht richtig, wenn LEGROS (1895) die Keimdrüse nur an ihrer inneren, atrialen Seite, dort wo ihre Sammelvene in die Lateralvene übertritt, fixirt sein lässt. Der hintere Stiel lässt sich an geschlechtsreifen sowohl wie noch unreifen Thieren erkennen. Bei letzteren habe ich wiederholt die birnförmigen Drüsen, wahrscheinlich Hoden, offenbar in Folge des Härtens, in der Weise zerrissen gesehen, dass der größere Theil der Drüse dem inneren subatrialen Blatte anlag, während der kleine Stiel außen an der inneren Bauchwand hing, und das an einer ganzen Reihe von Drüsen.«

Mon étude de la vascularisation des glandes génitales m'ayant mal satisfait, c'est avec joie que j'aurais accueilli cette rectification de BURCHARDT, et je me suis empressé d'en vérifier l'exactitude. Une révision attentive de mes préparations ne me permet malheureusement pas de me rendre à son avis.

L'Artère pariétale ventrale, qu'il suppose aboutir à la glande, sans d'ailleurs l'avoir suivie jusqu'à son extrémité, longe, comme nous l'avons vu, le bord interne de la cloison intergonadiale, et se jette dans la Veine cardinale. Le »kleine Stiel« suspendu à la paroi du corps ne lui appartient donc pas.

Et ce pédicule vasculaire, lui même, va-t-il à la glande génitale? Mes coupes répondent négativement; mais elles nous expliqueront, je pense, ce qui a pu en imposer à l'auteur. Son »kleiner Stiel« que l'action des réactifs aurait rompu, la figure 29, Pl. 22, nous le montre saillant sous le feuillet épithélial pariétal du gonotome (*V.pi*), et je le retrouve sur toute une série de poches génitales: c'est, coupée obliquement, notre Veine pariétale inférieure, au moment où elle vient d'abandonner le nerf dorsal au bord inférieur du somite, et où elle va s'engager dans la cloison intergonadiale. Comme cette dernière, elle est oblique en avant et en dedans, de sorte qu'il faut pour la suivre jusqu'à son embouchure dans la Veine cardinale (fig. 27) remonter la série des coupes.

Digitized by Google

Quand mes figures ont été choisies et dessinées, je ne prévoyais pas l'objection; sinon, j'aurais représenté une coupe intermédiaire entre les figures 26 et 27, pour montrer qu'il n'y a rien de commun entre le Vaisseau testiculaire, *V.t* (fig. 26) et la Veine pariétale inférieure, *V.pi* (fig. 27). Le doute n'est du reste possible que pour les jeunes testicules, qui reçoivent des branches multiples de la Veine cardinale, jusqu'à leur extrémité postérieure: la dernière de ces branches y est immédiatement en avant de la cloison intergonadiale et de la Veine pariétale inférieure. Le jeune ovaire, dont le hile très réduit ne reçoit qu'un ou deux Vaisseaux ovariens, ne permettrait aucune confusion.

## Résumé et Conclusions.

Les nombreux détails topographiques sur lesquels j'ai du m'appesantir pour préciser le trajet et les rapports des vaisseaux, objet principal de ces recherches, m'ont fourni l'occasion de relever en passant un certain nombre de faits qui peuvent n'être pas dénués d'intérêt: Muscle trapèze, canaux cœlomiques pariétaux, trajet particulier de la branche viscérale ascendante de certains nerfs dorsaux, nerfs «cardiaques», etc.

Mais ces observations à côté et la forme analytique que la nature même du sujet imposait à mon exposition ne peuvent qu'avoir nui à cette dernière, et rendront, je le crains, la lecture de ce travail assez fastidieuse.

Il ne sera donc pas inutile de résumer très brièvement les faits acquis.

### I. Appareil vasculaire.

1. La question théorique qui se posait était celle-ci: les cavités vasculaires sont-elles, ou non, chez l'*Amphioxus*, en communication avec les cavités cœlomiques? Le fait de cette communication n'autoriserait, à vrai dire, aucune conclusion sur la valeur morphologique de l'appareil circulatoire de l'*Amphioxus*, vu notre ignorance absolue de son ontogénèse, mais il aurait cependant une certaine importance. LANKESTER y vit une preuve de l'état d'extrême dé-

Digitized by Google

gradation du système vasculaire, et il pourrait, par extension, apporter un appui à la thèse de la dégradation de tout le type Céphalochordé.

Les communications de ce genre, jadis admises chez un certain nombre d'animaux, sont devenues de plus en plus problématiques; toutes les recherches ont abouti à démontrer que chez toutes les formes où un doute avait pu subsister, ou bien les orifices de communication autrefois décrits n'existent pas, ou bien les cavités dans lesquelles ces orifices permettent au sang de se déverser n'ont rien à voir avec le cœlome.

L'indépendance anatomique et embryologique des cavités vasculaires et cœlomiques paraît aujourd'hui hors de question. Cette indépendance, H. E. Ziegler la formula nettement, au point de vue embryologique, dans son intéressante revue[1]: «chez les animaux où il existe un deutérocèle et un appareil vasculaire, ce dernier est une dépendance de la cavité du corps primaire et non de la secondaire». Sedgwick conclut de même au point de vue anatomique dans son traité d'embryologie; il déclare à propos des observations faites chez certaines Hirudinées: «A continuity between the vascular System and the undoubted Cœlom of the Sinuses [de la Sangsue] would be a unique phenomenon in the structure of the animal kingdom.»

Les Gnathobdellides, qui inspirent à l'auteur anglais cette prudente réserve, ont été récemment l'objet d'une étude très consciencieuse et très délicate de Goodrich[2]. Pour autant que j'en puisse juger, il n'est guère possible de douter de l'exactitude des faits décrits par l'auteur, et il faut admettre avec lui que chez les formes qu'il a examinées, *Aulostoma* et *Hirudo*, vaisseaux sanguins, sinus et canaux du tissu botryoïdal communiquent librement.

Seule, l'interprétation de ces faits reste chanceuse. La valeur d'«undoubted cœlom» des sinus est-elle bien démontrée? Goodrich lui-même hésite à prendre parti, et s'il accorde, à la suite de Bürger, une valeur cœlomique vraie au sinus ventral et aux sinus périnéphrostomiaux, il tend à admettre que le sinus dorsal des Gnathobdellides est de nature vasculaire. On voit combien les faits établis par Goodrich restent difficiles à interpréter, et combien il serait

---

[1] H. E. Ziegler, Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. in: Verh. D. Z. Ges. 8. Vers. 1898.

[2] E. S. Goodrich, On the communication between the cœlom and the vascular System in the Leech. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 42 1899.

Digitized by Google

téméraire d'invoquer contre la thése de l'indépendance formulée par ZIEGLER, l'exemple des Hirudinées.

Resterait donc, comme exception à la règle, l'*Amphioxus*. En ce qui le concerne, la difficulté n'est plus la même; l'embryologie nous permettant de définir nettement ce qui chez lui est cœlome et ce qui ne l'est pas, la seule question à trancher est celle-ci: les vaisseaux s'ouvrent-ils ou ne s'ouvrent-ils pas en certains points dans ce cœlome?

Malgré les trop nombreuses lacunes de mes observations, je crois pouvoir répondre négativement: nulle part je n'ai vu une branche vasculaire s'ouvrir dans un espace cœlomique; aux endroits où de telles communications avaient été admises, j'ai pu m'assurer qu'elles n'existent pas.

Au point de vue anatomique et, vraisemblablement, aussi par son développement, l'*Amphioxus* rentre dans la loi générale. En certains points des parois du corps, il est vrai, l'appareil vasculaire s'ouvre dans un système de lacunes interstitielles, l'endothelium vasculaire s'arrête (ou du moins n'est plus constatable) et le sang déversé par les artérioles court, jusqu'à l'origine des veinules qui doivent le reprendre, entre les éléments propres des tissus. A cette circulation lacunaire se rattachent les fentes qui séparent les lamelles des muscles droits et pariétaux, les lacunes creusées en certains points déterminés de la charpente conjonctive des myoseptes, et, je le crois du moins, les espaces où baignent les fibres des nerfs dorsaux.

Mais toutes ces lacunes sont absolument indépendantes du cœlome et appartiennent morphologiquement au protocèle. Il est donc simplement permis de dire que l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus* se compose d'un certain nombre de troncs artériels et veineux bien définis, délimités par une couche endothéliale continue, et que le réseau capillaire qui, chez un Craniote, établirait la communication entre l'extrémité périphérique de ces vaisseaux est, chez lui, représenté par un système d'espaces blastocéliens.

Est-ce là un caractère de dégradation? La question vaut d'être examinée. L'appareil vasculaire des Invertébrés, envisagé au seul point de vue de l'anatomie comparée, y fournit une réponse péremptoire.

Chez les Arthropodes, il faut, comme on le sait, mettre de côté les Arachnides et les Insectes, chez lesquels la réduction de l'appareil vasculaire est une conséquence du développement de plus

Digitized by Google

en plus grand de l'appareil aérifère des trachées; le liquide sanguin perdant de plus en plus chez eux son rôle vecteur d'oxygène, la régression des vaisseaux est parallèle à l'adaptation plus parfaite et au perfectionnement même de l'organisme. Mais les Crustacés sont instructifs: abstraction faite des formes nettement aberrantes ou dégradées par le parasitisme (Copépodes, Lernéens, Cirripèdes etc.), nous voyons chez eux que dans les groupes les plus inférieurs les troncs vasculaires différenciés sont réduits au minimum, et l'appareil lacunaire extrêmement développé; à mesure qu'on s'élève dans la série, les vaisseaux se développent, le système des lacunes diminue (Amphipodes, Isopodes), jusqu'à ce qu'enfin, tout au haut de l'échelle, les artères parfaitement différenciées se prolongent dans des capillaires bien développés, qui aboutissent à un système lacunaire très réduit (Podophtalmes).

Le même envahissement progressif par des vaisseaux différenciés, du territoire primitivement occupé par l'appareil lacunaire s'observe également chez les Mollusques, lorsqu'on s'élève des formes les plus primitives, des Amphineures, aux formes les plus élevées.

Mais l'extension progressive des vaisseaux et la réduction progressive des espaces lacunaires creusés dans ou entre les tissus ne sont nulle part, peut-être, aussi nettes que dans le groupe si spécial et si naturel des Némertiens; toutes les transitions existent entre l'appareil circulatoire presque exclusivement lacunaire d'un Palæonémertien inférieur, les troncs bien développés d'un Schizonémertien et l'appareil vasculaire complètement clos des Hoplonémertes.

L'extension considérable de la portion lacunaire du circuit sanguin nous apparaît donc comme un caractère des formes les plus primitives de tous les groupes d'Invertébrés.

Si nous nous en tenions aux données de la seule anatomie comparée, il serait au moins aussi légitime de voir dans l'appareil circulatoire de l'*Amphioxus* un état primitif que les signes d'une dégradation. Mais l'embryologie nous oblige à poser ici une question préalable, à laquelle l'état actuel de nos connaissances ne permet pas de répondre: Jusqu'à quel point est-il légitime de comparer l'appareil vasculaire des Invertébrés avec celui des Vertébrés? Et quelle place occupe entre ces deux groupes l'*Amphioxus*, que tant de caractères anatomiques, que la disposition même de ses principaux troncs artériels et veineux rattachent d'autre part si étroitement aux Craniotes? Nous l'ignorons, et nous ne pouvons que déplorer de

Digitized by Google

nouveau l'obscurité complète où les difficultés techniques laissent plongée la question si importante de l'origine des endotheliums vasculaires de l'*Amphioxus*.

2. Un caractère de dégradation de l'appareil vasculaire dont il est plus aisé de juger et qui échappe à la critique embryologique, est la réduction de cet appareil, chez une forme donnée, à quelques uns des principaux troncs vasculaires des formes types de sa classe.

Les Invertébrés nous en fournissent les exemples les plus variés: nous voyons, chez les espèces parasites notamment, disparaître certaines portions de l'appareil vasculaire, d'autres portions n'étant plus directement en continuité avec l'organe central de la circulation.

C'est cette disposition qui a pu paraître réalisée chez l'*Amphioxus*. Les Vaisseaux de W. MÜLLER, par exemple, semblaient ne communiquer avec aucun des troncs artériels et veineux bien connus; de plus, leur constance a pu être mise en doute (WILLEY 24); or, comme nous l'avons montré depuis longtemps, c'est là une double erreur, et cette erreur une fois corrigée nous permettra d'esquisser dans ses grandes lignes la disposition de l'appareil circulatoire dans les parois du corps de l'*Amphioxus* et de reconnaître dans cette disposition les traits fondamentaux d'un appareil circulatoire de Vertébré.

3. Dans le schema qui suit, schema malheureusement incomplet comme mes observations, je ferai abstraction des données bibliographiques et n'insisterai plus sur la part qui revient à chaque auteur.

a. La circulation des parois du corps est assurée de chaque côté par deux troncs longitudinaux: l'Aorte (ou l'une des Aortes, suivant la région), et un Vaisseau de W. MÜLLER. Ce dernier collecte le sang qui a baigné les somites et les glandes génitales de son côté; ce sang est recueilli au niveau de l'extrémité postérieure de la branchie par un vaste Sinus transversal qui va le déverser à l'origine du «cœur», c'est-à-dire au point où la Veine sus-hépatique se recourbe pour se continuer dans l'Artère branchiale primaire.

Il semble éminemment probable que ce Sinus transversal est homologue au Sinus de CUVIER des Craniotes; la partie du Vaisseau de MÜLLER située en avant de lui répondrait donc à la Veine cardinale antérieure, la portion du Vaisseau de MÜLLER derrière lui, à la Veine cardinale postérieure des Craniotes.

J'ai, dans le cours de ce travail, traité du mode de terminaison postérieure des Vaisseaux de MÜLLER et j'ai comparé la disposition

Digitized by Google

observée au niveau de l'anus avec celle que présentent, à un moment de leur développement, les Sélaciens. Je n'insiste plus sur ce point, qui plaide vivement en faveur de l'homologie proposée.

b. L'Aorte ou l'une des Aortes fournit à chaque myosepte deux artères: une Artère pariétale ventrale et une Artère pariétale dorsale.

c. Dans la région branchiale, plus particulièrement examinée, chaque Artère pariétale ventrale descend le long du bord interne de son myosepte sous la somatopleure du cœlome subcordal. Arrivée au bord externe du ligament denticulé, l'Artère le traverse en s'engageant dans le canal cœlomique pariétal dont nous parlerons plus loin; elle fournit à ce niveau:

une Artère supérieure du ligament denticulé;

une Artère inférieure du ligament denticulé;

des lacunes vasculaires creusées dans l'épaisseur du myosepte.

L'artère pariétale ventrale, continuant son trajet au bord interne du myosepte, atteint une cloison interposée entre deux poches périgonadiales; elle longe le bord interne de cette cloison et se jette dans la Veine cardinale (antérieure ou postérieure, suivant le numéro du segment).

Les Artères pariétales ventrales situées plus en arrière, entre l'extrémité postérieure du ligament denticulé et l'anus, fournissent simplement des lacunes aux myoseptes et se terminent dans la Veine cardinale postérieure de leur côté. Les rameaux que l'Aorte abandonne à la cloison périentérique sont assez variables; ils naissent souvent par un tronc commun avec l'Artère pariétale ventrale correspondante; je me demande si on ne devrait pas dire qu'ils naissent de cette Artère et correspondent aux Artères du ligament denticulé.

Les Artères pariétales ventrales situées en avant du premier arc branchial sont encore à étudier, spécialement celles du côté droit qui naissent au niveau du glomus.

d. Les Artères pariétales dorsales fournissent, en atteignant le bord interne de leur myosepte:

une Artère du Muscle droit;

un ou des rameaux artériels du Muscle pariétal;

des lacunes vasculaires pour le myosepte.

Elles longent ensuite le bord interne du myosepte, obliques comme lui d'abord en avant et en haut, puis en haut et en arrière, et atteignent la racine nerveuse dorsale un peu en dehors de son

Digitized by Google

point d'émergence. Leur trajet devient ici plus difficile à déterminer avec certitude. De mes observations, il résulterait qu'elles fournissent des lacunes à la région du système nerveux et de la nageoire dorsale, puis qu'elles se joignent au nerf dorsal, en lui formant une gaîne endothéliale qui accompagne sa branche descendante jusqu'au bord inférieur des somites; ces faits devraient être vérifiés par la méthode des injections physiologiques.

e. Au bord inférieur des somites naissent des veinules, formées de la confluence de lacunes vasculaires et continuant vraisemblablement le trajet des Artères pariétales dorsales. Ces Veines pariétales inférieures, métamériques, s'engagent de dehors en dedans dans une cloison intergonadiale et vont s'ouvrir dans la Veine cardinale (antérieure ou postérieure suivant l'endroit).

f. Il reste des doutes au sujet de la vascularisation des glandes génitales; elles sont suspendues à la Veine cardinale par des Veines ovariennes ou testiculaires volumineuses dont LANGERHANS a parfaitement décrit le mode de ramification à la surface de l'epithelium germinatif. Mais il n'existe pas de vaisseaux afférents venant de l'Aorte ou des Artères pariétales.

## II. Muscle Trapèze.

A l'extrémité postérieure de la région branchiale, les deux ligaments denticulés droit et gauche perdent leurs insertions internes à l'extrémité supérieure des arcs branchiaux, tandis que leurs insertions externes remontent jusque sous l'Aorte. Ils se continuent ainsi dans la longue cloison en forme de sangle qui sépare la fente cœlomique périintestinale de la cavité péribranchiale.

La portion verticale de cette «cloison périentérique» est, dans sa partie antérieure, doublée à sa face interne par une large et mince lame musculaire striée, le Muscle trapèze.

Ce Muscle trapèze n'existe que du côté droit; à gauche il fait totalement défaut ou est atrophié, sans que j'aie pu déterminer si cette différence est primitive ou secondaire. Ses limites sont indiquées par une ligne pointillée dans la figure d'ensemble fig. 30 Pl. 22. Sa base s'insère à la masse squelettique axiale sous l'Aorte droite; son sommet traverse la fente cœlomique périintestinale et s'attache au tube digestif par l'intermédiaire d'un repli splanchnopleural.

Digitized by Google

Son action, comme sa signification morphologique me sont inconnues. Il est innervé par un volumineux rameau de la branche viscérale ascendante du 28e nerf dorsal droit.

## III. Canaux cœlomiques pariétaux.

Le cœlome subcordal de la région branchiale est uni aux cavités cœlomiques périgonadiales par une série de canaux cœlomiques métamériques.

Ces canaux débouchent dans le cœlome subcordal au point où le bord interne des myoseptes croise la ligne d'insertion pariétale du ligament denticulé. Ils descendent obliquement en bas et en arrière, et chacun d'eux s'ouvre dans la poche génitale située derrière le myosepte dont il a longé le bord interne.

J'ai rappelé plus haut la lame cellulaire que Boveri décrivit entre les poches génitales et le cœlome subcordal, et l'interprétation qu'il en donna. Cette lame est en réalité discontinue: ce sont des canaux de réunion métamériques, perméables encore chez l'adulte, qui unissent au splanchnocèle l'extrémité inférieure du cœlome segmenté représentée par les poches génitales.

## IV. Branche viscérale ascendante des nerfs dorsaux.

Beaucoup des détails que j'ai pu ajouter à notre connaissance de la branche viscérale ascendante de certains nerfs dorsaux (27e à 31e) ne présentent encore d'intérêt que pour l'anatomiste qui s'occupe spécialement de l'*Amphioxus*, et pour qui des renseignements topographiques précis sont toujours précieux.

Je m'abstiens donc de résumer ces faits. Quelques uns seulement ont une portée plus générale et doivent trouver place ici.

1. La branche viscérale ascendante du 28e nerf dorsal droit innerve le Muscle trapèze; ce fait démontre la nature physiologiquement mixte de cette branche. Les nerfs viscéraux ascendants renferment des fibres motrices, de même que les nerfs viscéraux transverses qui, comme on le sait, fournissent au Muscle transverse.

2. La branche viscérale ascendante du 28e nerf dorsal, tant droit que gauche, fournit, si mes observations sont exactes, des rameaux importants aux vaisseaux de la région, c'est-à-dire à la boucle de la Veine sus-hépatique et à l'origine de l'Artère



Digitized by Google

branchiale primaire. La méthode de GOLGI ou le bleu vital devraient être employés pour fixer exactement le domaine d'innervation de ces rameaux «cardiaques».

---

## Index bibliographique.


1. Boveri, Th., Über die Niere des *Amphioxus*. in: Sitzungsb. Ges. Morph. Phys. München 6. Bd. 1890.
2. id., Die Nierencanälchen des *Amphioxus*. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 5. Bd. 1892.
3. Fusari, R., Beitrag zum Studium des peripherischen Nervensystems von *Amphioxus lanceolatus*. in: Internat. Monatschr. Anat. Phys. 6. Bd. 1889.
4. Hatschek, B., Über den Schichtenbau des *Amphioxus*. in: Anat. Anz. 3. Jahrg. 1888 pag. 662.
5. id., Die Metamerie des *Amphioxus* und des *Ammocoetes*. ibid. 7. Jahrg. 1892.
6. Heymans, J. F., & O. van der Stricht, Sur le système nerveux de l'*Amphioxus* et en particulier sur la constitution et la genèse des racines sensibles. in: Mém. Cour. Acad. Belg. Tome 56 1898.
7. Langerhans, P., Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*. in: Arch. Mikr. Anat. 12. Bd. 1876.
8. Lankester, E. Ray, On some new points in the Structure of *Amphioxus* and their bearing on the Morphology of Vertebrata. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 15 1875.
9. id., Contributions to the knowledge of *Amphioxus lanceolatus*. ibid. Vol. 29 1889.
10. Legros, R., Sur la morphologie des glandes sexuelles de l'*Amphioxus lanceolatus*. in: Congrès Internat. Z. 3. Sess. 1896 pag. 487.
11. id., Anatomie de l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus* (Comm. prélim.). in: C. R. 28e Congrès Ass. Franç. Av. Sc. 1899 pag. 272.
12. Marcusen, M. J., Sur l'anatomie du *Branchiostoma lubricum*. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 58 et 59 1864.
13. Müller, Joh., Über den Bau und die Lebenserscheinungen des *Branchiostoma lubricum*, Costa, *Amphioxus lanceolatus*, Yarrel. in: Abh. Akad. Berlin 1842.
14. Müller, W., Über das Urogenitalsystem des *Amphioxus* und der Cyclostomen. in: Jena. Zeit. Naturw. 2. Bd. 1875.
15. Quatrefages, A. de, Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du Branchiostome ou *Amphioxus*. in: Ann. Sc. N. (3) Tome 4 1845.
16. Rathke, H., Bemerkungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*, eines Fisches aus der Ordnung der Cyclostomen. Königsberg 1841.


Digitized by Google

17. Reichert, C. B., Zur Anatomie des *Branchiostoma lubricum*. in: Arch. Anat. Phys. 1870.
18. Rohon, J. V., Untersuchungen über *Amphioxus lanceolatus*. in: Denkschr Math. Nat. Klasse Akad. Wien 45. Bd. 1882.
19. Rolph, W., Untersuchungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*. in: Morph. Jahrb. 2. Bd. 1876.
20. Schneider, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. 1. *Amphioxus lanceolatus*. Berlin 1879.
21. Stieda, L., Studien über den *Amphioxus lanceolatus*. in: C. R. Acad. Sc. Pétersbourg 1872.
22. Weiss, F. E., Excretory tubules in *Amphioxus lanceolatus*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 31 1890.
23. Wijhe, J. W. van, Über *Amphioxus*. in: Anat. Anz. 8. Jahrg. 1893.
24. Willey, A., *Amphioxus* and the ancestry of the Vertebrates. in: Columbia Univ. Biol. Ser. New York Vol. 2 1894.

## Explication des figures.

### Abréviations générales.

Les somites sont numérotés en chiffres romains, de même que les gonotomes.

Les nerfs ou leurs branches portent en chiffres arabes le numéro du somite auquel ils appartiennent.

*A* Artère branchiale primaire.
*A.m.d* Artère du Muscle droit.
*A.m.p* Artère du Muscle pariétal.
*Ao* Aorte; *Ao.d* Aorte droite; *Ao.g* Aorte gauche.
*A.p.d* Artère pariétale dorsale.
*A.p.v* Artère pariétale ventrale.
*C* Corde dorsale.
*C.coe.p* Canal cœlomique pariétal.
*Coe* Splanchnocèle périintestinal ou périhépatique.
*Coe'* Splanchnocèle subcordal.
*C.P* Cloison périentérique.
*C.per* Cavité péribranchiale.
*Ep.per* Epithelium péribranchial.
*G.ep* Gouttière épibranchiale.
*G.coe* Cœlome périgonadial.
*Hep* Diverticule hépatique.
*L.d* Ligament denticulé.
*l.s* lacunes vasculaires du tissu conjonctif.
*Mcl* Myocèle.
*Mct* Repli métapleural.
*M.dr* Muscle droit.
*M.pa* Muscle pariétal.
*Ms* Myosepte.
*M.Tr* Muscle trapèze.
*M.v* Muscle transverse.
*N.D* Racine nerveuse dorsale, ou sa branche ventrale.
*N.m.tr* Nerf du Muscle trapèze.
*N.V* Racine nerveuse ventrale.
*N.v.d* Branche viscérale ascendante d'un nerf dorsal droit.
*N.v.g* Branche viscérale ascendante d'un nerf dorsal gauche.
*R.L* Recessus péribranchial de LANKESTER.



Digitized by Google

*R.lds* Artère supérieure du ligament denticulé.
*R.lds* Artère inférieure du ligament denticulé.
*R.N* Rayon de la nageoire dorsale.
*Scl* Sclérocèle.
*S.Cu.d* Sinus de CUVIER droit.
*S.Cu.g* Sinus de CUVIER gauche.
*S.N* Système nerveux central.
*So* Somatopleure.
*Spl* Splanchnopleure.
*T* Testicule.
*T.d* Tube digestif en arrière de la branchie.
*V.C.a* Veine cardinale antérieure.
*V.C.p* Veine cardinale postérieure.
*V.ov* Veine ovarienne.
*V.p.i* Veine pariétale inférieure.
*V.s.h* Veine sus-hépatique.
*V.t* Veine testiculaire.

---

## Planche 20.

Figures 1 à 6. *Amphioxus* femelle, long de 38 millimètres. Coupes transversales de la région rétrobranchiale. Ces coupes, épaisses de 10 μ, sont choisies dans une série pratiquée d'avant en arrière; la première et la plus antérieure (fig. 1) étant numérotée *1*, les suivantes porteraient respectivement les numéros *10*, *15*, *20*, *24*, *28*.

(Sublimé acétique, carmin boracique. — Grossissement environ 55.)

Ces coupes montrent:

a) Sinus de CUVIER (droit, *S.Cu.d*; gauche, *S.Cu.g*): Leur origine au confluent des Veines cardinales antérieure (*V.C.a*) et postérieure (*V.C.p*) (fig. 1, *S.Cu.g*; fig. 3, *S.Cu.d*). — Leur trajet ascendant à la face interne de la paroi du corps (figs. 1, 2, *S.Cu.g*; figs. 3, 4, *S.Cu.d*). — Leur coude et leur trajet transversal à travers la cavité péribranchiale *C.Per* (figs 1 à 4, *S.Cu.d*; figs. 2 à 5, *S.Cu.g*). — Leur embouchure dans la Veine sus-hépatique, *V.s.h* (fig. 5, *S.Cu.d*; fig. 6, *S.Cu.g*).

b) Branche viscérale ascendante du nerf dorsal du 28e somite (Branche du nerf droit, *N.v.d.28*; branche du nerf gauche, *N.v.g.28*). Naît de la branche ventrale du nerf dorsal (*N.D.28* à la pointe du 26e somite (fig. 5, *N.v.d.28*). Rejoint le Sinus de CUVIER et l'accompagne jusqu'à son embouchure dans la Veine sus-hépatique.

*N.m.tr* (figs. 4, 5, 6). Rameau de *N.v.d.28* destiné au Muscle trapèze.

*N.x* (fig. 4). Son congénère du côté gauche, branche de *N.v.g.28*.

c) Muscle trapèze (*M.Tr*) doublant intérieurement la cloison périentérique (*C.P*) du côté droit.

## Planche 21.

Figure 7. *Amphioxus* long de 32 millimètres. Coupe transversale. Extrémité antérieure de la Veine cardinale antérieure gauche (*V.C.a*) au niveau

Digitized by Google

de l'extrémité inférieure du 6e somite. Elle reçoit l'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) du myosepte VI—VII.

(Sublimé acétique, hématoxyline-éosine. Grossissement 120.)

Figs. 8 et 9. *Amphioxus* long de 34 millimètres. Coupes transversales montrant les rapports des Veines cardinales postérieures (*V.C.p*) au niveau du pore atrial (fig. 8) et entre le pore atrial et l'anus (fig. 9). La veine gauche s'amincit et disparaît; la veine droite longe l'union du plancher et de la paroi latérale de la cavité péribranchiale (fig. 8), puis le bord inférieur du prolongement postérieur de cette cavité.

(Sublimé acétique, hématoxyline-éosine. Grossissement 75.)

Fig. 10. *Amphioxus* long de 13,5 millimètres. Coupe transversale passant par l'anus (*An*). — *M.an* Muscle anal.

La Veine cardinale postérieure gauche a disparu. La Veine cardinale postérieure droite (*V.C.a*) s'ouvre dans la racine de la Veine caudale (*V.cd*), à droite de l'anus.

(Sublimé acétique, carmin boracique. Grossissement 220.)

Figs. 11 à 16. *Amphioxus* long de 34 millimètres. Coupes transversales de la région rétrobranchiale. Trajet à travers la cavité péribranchiale des branches viscérales ascendantes des nerfs dorsaux des 27e à 30e somites.

(Sublimé acétique, hématoxyline-éosine. Grossissement 160.)

Fig. 11. Branche du Nerf du 27e somite droit (*N.v.d.27*). — *M.tr* Muscle trapèze dont *N.v.d.27* va atteindre le bord antérieur.

Fig. 12. Branche du Nerf du 29e somite droit (*N.v.d.29*). — *M.tr* Muscle trapèze, dont *N.v.d.29* atteint le bord postérieur.

Fig. 13. Branche du Nerf du 27e somite gauche (*N.v.g.27*); son meso est complet.

Fig. 14. Branche du Nerf du 28e somite gauche (*N.v.g.28*). — *S.Cu.g* Sinus de Cuvier gauche.

Figs. 15 et 16. Branche du Nerf du 30e somite gauche (*N.v.g.30*). La figure 15 montre le nerf traversant la cavité péribranchiale (*C.Per*) près de sa voûte, et atteignant la cloison périentérique (*C.P*) près de son bord supérieur. La figure 16 montre, trois coupes plus en avant, les filets nerveux qui ont contourné la voûte du cœlome (*Coe*) et redescendent sous la splanchnopleure (*Spl*), et les filets nerveux qui restent dans la cloison périentérique pour y former plexus. — *A.p.d* Artère pariétale dorsale. *A.p.v* Artère pariétale ventrale naissant de l'Aorte gauche (*Ao.g*).

Fig. 17. *Amphioxus* long de 45 millimètres, coupe transversale. Arrivée à la paroi périentérique (*C.P*) du Sinus de Cuvier gauche (*S.Cu.g*) et de la branche viscérale ascendante du Nerf dorsal du 28e somite gauche (*N.v.g.28*). — *Ep* Epithelium péribranchial; *So* Somatopleure.

(Sublimé acétique, hématoxyline-éosine. — Grossissement 525.)

Digitized by Google

## Planche 22.

Fig. 18. Même animal qui a fourni les figs. 1 à 6. Coupe transversale passant immédiatement en arrière de celle représentée fig. 5, Pl. 20. Insertions du Muscle trapèze (*M.Tr*) à la paroi du tube digestif. La somatopleure (*So*) l'entoure et se continue avec la splanchnopleure (*Spl*). Le Sinus de CUVIER droit (*S.Cu.d*) s'ouvre dans la Veine sus-hépatique (cf. fig. 5, Pl. 20); la branche viscérale (*N.v.d.28*) a fourni le Nerf du Muscle trapèze (*N.M.tr*) qui se ramifie dans la cloison périentérique sous la lame musculaire.

(Grossissement 160.)

Fig. 19. *Amphioxus* long de 28 millimètres. Coupe transversale, un peu oblique d'avant en arrière et de droite à gauche, passant à la fois par l'origine d'une Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) à l'Aorte droite (*Ao.d*) et par l'origine d'une Artère pariétale dorsale (*A.p.d*) à l'Aorte gauche (*Ao.g*).

(Sublimé acétique, carmin boracique. — Grossissement 150.)

Figs. 20 à 24. *Amphioxus* mâle, à maturité sexuelle. Longueur 40 millimètres. Les figures représentées, prises dans une série de coupes transversales pratiquées d'avant en arrière montrent les rapports et le mode de distribution d'une Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) au niveau des insertions externes du ligament denticulé (*L.d*), et ses relations avec le Canal cœlomique pariétal (*C.coe.p*).

(Sublimé acétique, hématoxyline-éosine. — Grossissement 260.)

Fig. 20. L'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) fournit son Rameau supérieur du ligament denticulé (*R.lds*).

Fig. 21. Le rameau (*R.lds*) court horizontalement vers l'arrière; le ligament denticulé (*L.d*) se déprime en entonnoir devant l'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) qui poursuit son trajet descendant le long du bord interne du myosepte (*Ms*).

Fig. 22. Fond de l'entonnoir formé par le ligament denticulé, et origine du Canal cœlomique pariétal (*C.coe.p*), ouvert dans le cœlome subcordal (*coe'*). L'Artère pariétale ventrale s'engage dans ce canal. Elle abandonne à ce niveau son Rameau inférieur du ligament denticulé (*R.ldi*), qu'on retrouve sur les figures 21 et 20.

Fig. 23. La direction horizontale du rameau *R.lds* n'a pas varié; le ligament denticulé le rejoint en se relevant au bord postérieur de son entonnoir. Le myosepte (*Ms*) a continué son trajet descendant; l'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) accompagne toujours son bord interne, sous l'epithelium du Canal cœlomique pariétal (*C.coe.p*).

Fig. 24. L'artère (*A.p.v*) et le canal (*C.coe.p*) abandonnent le bord interne du myosepte (*Ms*) et courent horizontalement à la voûte d'une poche génitale très distendue (*G.coe*).

Fig. 22bis. Même animal, au niveau d'un autre myosepte. Coupe correspondant à celle représentée fig. 22, mais où sont très visibles la structure

Digitized by Google

fasciculée du tissu conjonctif et les lacunes vasculaires (*l.s*) naissant de l'Artère pariétale ventrale.

(Sublimé acétique, safranine et nigrosine. — Grossissement 260.)

Figs. 25 à 29. *Amphioxus* mâle, à testicules peu développés. Longueur 28 millimètres. Les figures sont empruntées à une série de coupes transversales pratiquées d'avant en arrière. Elles montrent la destinée d'une Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) et du Canal cœlomique pariétal (*C.coe.p*) qui l'accompagne, au niveau du gonotome où ils aboutissent.

(Sublimé acétique, carmin boracique. — Grossissement 220.)

Fig. 25. L'artère (*A.p.v*) et le canal (*C.coe.p*) descendent au bord interne du myosepte (*Ms*), encore haut au dessus de la 4e poche génitale (*G.coe.IV*).

Fig. 26. Extrémité postérieure du testicule, auquel arrive une branche vasculaire (*V.t*) détachée de la Veine cardinale antérieure (*V.C.a*). L'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) et le Canal cœlomique (*C.coe.p*) ont atteint la voûte du 4e gonotome. L'Artère commence à descendre immédiatement en avant du septum qui sépare les poches génitales IV et V.

Fig. 27. L'extrémité antéro-supérieure du septum est coupée tangentiellement. L'Artère (*A.p.v*) descend le long de son bord interne et se jette dans la Veine cardinale antérieure (*V.C.a*).

Fig. 28. Le septum intergonadial continue son trajet oblique en bas et en arrière; au dessus de lui s'étend la 5e poche génitale (*G.coe.V*), dans laquelle s'est ouvert le Canal cœlomique pariétal (*C.coe.p*). Dans l'épaisseur du septum passe la Veine pariétale inférieure (*V.p.i*).

Fig. 29. Le septum est coupé tangentiellement près de son extrémité postéro-inférieure. — *V.pi* Veine pariétale inférieure.

Fig. 30. Figure diagrammatique construite à l'aide de mensurations, et représentant la paroi droite du corps vue par sa face interne, dans la région des 24e à 31e somites. Voir description dans le texte, pag. 512. Y sont récapitulées au point de vue de la topographie, nos observations sur: le Sinus de Cuvier (portion ascendante) (*S.Cu.d*), les Artères pariétales ventrales (*A.p.v*) avec les Canaux cœlomiques qu'elles accompagnent (*C.coe.p*), les branches viscérales ascendantes des Nerfs dorsaux des 26e à 31e somites (numérotées en chiffres arabes). Le Muscle trapèze (*M.tr*) est supposé projeté sur la paroi du corps, et ses limites y sont indiquées par une ligne ponctuée.

## Planche 23.

Figs. 31 à 35. *Amphioxus* long de 30 millimètres. Les figures sont empruntées à une série de coupes transversales pratiquées d'avant en arrière. Elles montrent le trajet d'une Artère pariétale dorsale (*A.p.d*) depuis son origine à l'Aorte (fig. 33, *Ao.d*) jusqu'à la racine nerveuse dorsale (fig. 35, *N.D*). Pour la description de la région, assez compliquée, du coude des somites, voir le texte.

Digitized by Google

Fig. 33 sont indiqués les rameaux que l'Artère pariétale dorsale fournit au Muscle pariétal et au Muscle droit.
(Liquide de KLEINENBERG, hématoxyline-éosine. — Grossissement 75.)

Fig. 36. Fragment d'une coupe du même animal; montre, à un grossissement plus fort que celui de la figure 33, l'Artère du Muscle pariétal (*A.m.p*) et l'origine de l'Artère du Muscle droit (*A.m.d*).
(Grossissement 265.)

Fig. 37. *Amphioxus*, 34 millimètres, coupé transversalement. Disposition spéciale, montrant avec une netteté particulière le trajet de l'Artère du Muscle droit (*A.m.d*) et sa paroi propre, s'observe lorsque le Muscle droit (*M.dr*) s'étend un peu moins loin en avant et moins haut que de coutume.

Fig. 38. Schema de l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus*, d'après NUHN, modifié pour tenir compte du Glomus de VAN WIJHE.

Figs. 39 *A*, *B*. Schema des connexions des veines cardinales postérieures avec les veines sous-intestinale et caudale au niveau de l'anus. — *A*. Embryon de Sélacien (imité de RABL). — *B*. *Amphioxus*.

Figs. 40 *A*, *B*, *C*. Constitution et relations du ligament denticulé (*L.d*), du recessus péribranchial de LANKESTER (*R.L*) et de la cloison périentérique (*C.P*). Figures réelles schématisées. Voir explications dans le texte, pag. 504—505.

Digitized by Google

# Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

**Anton Dohrn.**

Mit Tafel 24—30.

## 22. Weitere Beiträge zur Beurtheilung der Occipitalregion und der Ganglienleiste der Selachier.

In einem kürzlich erschienenen Aufsatz: »Über die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion« (Arch. Anat. Phys. 1901 Anat. Abth. pag. 371) entwickelt A. Froriep eine von allen bisher geltenden Anschauungen verschiedene Auffassung der Ganglienleiste. Wie schon aus dem Titel seiner Arbeit hervorgeht, vertritt er darin die These, dass Kopf und Rumpf der Selachier getrennte Ganglienleisten besäßen, welche sich in der Occipitalregion nicht nur kreuzen, sondern über einander schieben sollen. Es heißt auf pag. 372: »Es sind zwei Ganglienleisten zu unterscheiden, die des Kopfes und die des Rumpfes. Dieselben gehen nicht »einfach in einander über«, sondern laufen streckenweise neben einander her und eine jede endigt für sich; die des Rumpfes reicht rostralwärts bis in die Querebene des caudalen Randes der Gehörgrube, die des Kopfes lässt sich in das Rumpfgebiet hinein verfolgen, wie weit, kann ich zur Zeit nicht mit Bestimmtheit angeben.« Aus den weiteren Angaben Froriep's geht hervor, dass er der Meinung ist, die Rumpfganglienleiste liege dorsal von der Kopfganglienleiste, letztere durchbräche sie, um mit dem Ectoderm in Contact treten zu können und, an diesem ventral weiter wachsend, die Kiemenbogen zu erreichen. »Der Weg dahin ist ihnen durch Rumpfganglienleiste und Somitenreihe verlegt, beide müssen von der Kopfganglienleiste durchbrochen, zur Seite geschoben oder erdrückt werden, wenn diese ihr Ziel erreichen und ihren Beruf erfüllen soll.« Froriep schildert dann in der drastischsten Weise diesen »Kampf« der beiden Ganglienleisten (vergl. pag. 372, 373 und

Digitized by Google

391) und benutzt diese seine Darstellung des thatsächlichen Befundes als Beweis der These, »dass typische Visceralbogennerven und typische Spinalnerven niemals in den gleichen Metameren des Wirbelthierkörpers functionsfähig vereinigt gewesen sein können: beide Kategorien von Nerven schließen sich aus.« Weiterhin aber erblickt FRORIEP in seinem Befund eine neue Stütze für seine Theorie des Kopfes, der zufolge der Kopf der cranioten Wirbelthiere aus zwei differenten, secundär verschmelzenden Bestandtheilen abzuleiten sei, dem kiemenbogentragenden »cerebralen« und dem aus Urwirbeln bestehenden »spinalen« Abschnitt.

Es ruht somit ein ansehnliches Gewicht auf dem von FRORIEP angeführten Befunde, rechtfertigt also schon an sich eine Nachprüfung desselben. Dieselbe muss zunächst eine rein thatsächliche sein, um festzustellen, ob diese, von allen bisherigen Untersuchungen über die Ganglienleiste der Selachier abweichenden Resultate FRORIEP's in der That einen Fortschritt der Erkenntnis bilden, zweitens aber, ob die auf dieselbe gegründete Argumentation, selbst für den Fall der Anerkennung ihrer thatsächlichen Richtigkeit, eine wirklich zwingende sei. Dieser doppelten Aufgabe mich zu unterziehen habe ich um so mehr Ursache, als nicht nur meine Gesammtanschauungen über die Urgeschichte des Wirbelthierkörpers eine grundsätzliche Scheidung des Kopfbezirkes in einen cerebralen und einen spinalen Abschnitt im Sinne FRORIEP's nicht zulassen, sondern auch meine letzte Publication ausgesprochenermaßen darauf ausging, den Beweis dafür zu liefern, dass typische Visceralbogennerven und typische Spinalnerven nicht nur in denselben Metameren des Wirbelthierkörpers functionsfähig vorkommen können, sondern bei den Vorfahren der Selachier vorgekommen sein müssen[1].

[1] Auf pag. 390 bemerkt FRORIEP mit vollstem Recht, dass die intellectuelle Urheberschaft der Scheidung des Kopfbezirks in einen »cerebralen«, kiemenbogentragenden und einen »spinalen«, aus Urwirbeln zusammengesetzten de facto ihm zukomme, dass ich also außer GEGENBAUR und FÜRBRINGER auch seinen Namen als Vertreter dieser Theorie hätte anführen müssen. Ich kann dem gegenüber nur mein Bedauern aussprechen, diese Unterlassungssünde begangen zu haben, bei der mir nichts ferner lag, als berechtigten Ansprüchen gegenüber indifferent zu sein. Mir ist der Aufsatz FRORIEP's »Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskeletes« (Anat. Anzeiger 2. Jahrg. 1887 pag. 815 ff.) sehr wohl bekannt; ich habe ihn immer als gerechtfertigt und wohlbegründet angesehen. Wenn ich dies nicht ausdrücklich anerkannt habe, so möge FRORIEP diese Unterlassungssünde verzeihen: dass ich die Bedeutung seiner Arbeiten auf diesem viel umstrittenen Gebiete ihrem vollen Werthe

Digitized by Google

Froriep's hauptsächliches Argument zur Annahme zweier getrennter Ganglienleisten, einer Kopf- und einer Rumpfganglienleiste, die sich in der Occipitalgegend über einander schieben sollen, liegt, so weit ich in seinen Gedankengang einzudringen vermocht habe, in dem von ihm hervorgehobenen Umstande, dass die Rumpfganglienleiste nahe an der dorsalen Mittellinie in das Medullardach eindringe, die des Kopfes dagegen mit letzterem in einer lateralwärts sich anschließenden, breiteren Zone zusammenhänge und zwar an variablen Punkten, welche im Ganzen genommen mit zunehmendem Alter der Embryonen weiter lateralwärts zu rücken scheinen. Prüft man die Abbildungen der Querschnitte, welche die Anschauungen Froriep's verdeutlichen und begründen sollen, so sieht man überall die sog. Rumpfganglienleiste nahe der Mitte des Medullardaches als ein- oder mehrzelligen Strang, während die darunter liegende Kopfganglienleiste aus den oberen Seitentheilen des Medullarrohres hervorgeht, resp. durch einen ähnlichen, wenn auch kürzeren Strang als mit ihm in Verbindung stehend dargestellt wird. Ja, es wird ausdrücklich (pag. 376) beschrieben, dass auf der Strecke, wo die Kopfganglienleiste der Medullarwand anliege, letztere eine eigenthümliche Anordnung ihrer Zellkerne zeige; dieselben ständen nicht einfach radiär zum Lumen des Medullarrohres, wie in den ventralen zwei Dritteln, sondern seien mit ihren distalen Enden ventralwärts gebogen und zugespitzt, je weiter nach der äußeren Oberfläche, um so mehr. Das Protoplasma einzelner dieser Zellen rage sogar an manchen Schnitten schuppenförmig aus der Oberfläche hervor und stehe mit dem Protoplasma der anliegenden Kopfganglienleiste in unmittelbarer Berührung. Es sei dies die Stelle, die später bei der Ausbildung des N. vagus zur Ein- und Austrittsstelle der sensiblen und motorischen Fasern dieser Nerven werde. Dann aber heißt es weiter (pag. 377): »Abgesehen von dieser bevorzugten Contactstelle finden sich Punkte der Berührung bezw. des Zusammenhanges auf der ganzen Strecke der Anlagerung der Kopfganglienleiste an das Medullarrohr, und man erhält durchaus den Eindruck,

nach zu schätzen verstehe, weiß Froriep seit langer Zeit; ich kann heute nur meine Freude darüber zu erkennen geben, dass er nach vieljähriger Unterbrechung wieder in der Arena der Streitenden aufgetreten ist, wenn auch auf Seiten der Gegner meiner eignen Auffassungen; seine weitere Betheiligung an der Discussion kann nur dazu beitragen, die schwierigen und überaus complicirten Fragen der Entscheidung näher zu führen, wozu das ihm erforderliche Untersuchungsmaterial auch weiterhin zu liefern der Zoolog. Station stets die angenehmste Pflicht sein wird.

Digitized by Google

dass auf diesem ganzen Wege dorso-lateral am Medullarrohr herab die Ganglienleiste nicht nur directe Fühlung mit den Zellen des Medullarrohres behält, sondern auch Zuwachs an Medullarzellen aufzunehmen in der Lage ist.«

Ähnliche Beziehungen schienen, nach FRORIEP's Auffassung, zwischen Medullarrohr und Rumpfganglienleiste nicht zu bestehen, vielmehr beschränken sich dieselben offenbar auf den ursprünglichen Zusammenhang nahe an der dorsalen Mittellinie des Medullardaches. Von dem Eindringen der sog. Wurzelfasern der Spinalganglien in die oberen Seitentheile des Rückenmarkrohres wird in FRORIEP's Aufsatz nicht gesprochen: bekanntlich bilden sich diese Wurzelfasern erst nachträglich aus und scheinen nicht durch irgendwelchen Zellenaustausch, sei es Ein- oder Auswanderung in oder aus dem Medullarrohr, vorgezeichnet zu werden, wie es nach FRORIEP's Angaben bei der Kopfganglienleiste anzunehmen ist.

Der Unterschied zwischen Kopf- und Rumpfganglienleiste wäre also ein doppelter: einmal ein topographischer, indem die Rumpfganglienleiste nahe der Mittellinie des Medullardaches aus dem Medullarrohr, die Kopfganglienleiste aber weiter lateralwärts entspringen soll, zweitens ein functioneller, in so fern die Kopfganglienleiste durch unmittelbare Anlagerung an das Medullarrohr sich in die Lage bringt, Zellenaustausch mit letzterem zu unterhalten, was bei der Rumpfganglienleiste nicht geschieht.

Es wird Niemand leugnen, dass diese beiden Unterschiede allerdings beträchtlich genug wären, um zwischen einer Kopf- und einer Rumpfganglienleiste zu unterscheiden. Ob sie so wesentlich sind, um darauf einen fundamentalen Unterschied der morphologischen Constitution und Herkunft der beiden Körperabschnitte Kopf und Rumpf zu begründen, ist eine andere Frage. FRORIEP behauptet aber, nicht nur ein deutliches Ineinanderschieben beider Körperabschnitte auf Grund dieser Verschiedenheit der Ganglienleisten als ein phylogenetisches Geschehen nachweisen zu können, sondern auch, dass niemals functionsfähige Spinalnerven und Visceralbogennerven in denselben Metameren hätten vorkommen können. Das Übereinanderschieben beweise, dass bei den Vorfahren der Selachier die fundamental verschiedenen cerebralen und spinalen Körperabschnitte Reductionen erlitten hätten, die im Verlauf der Ontogenese verfolgbar seien und dazu zwängen, eine genetische Differenz beider anzunehmen, weil sie nur als Einschmelzung der Grenzzonen solcher differenter Körperbestandtheile einigermaßen verständlich würden.

Digitized by Google

Froriep sucht seine These zu erweisen durch Bezugnahme auf Embryonen von 4,65—5,8 mm Länge. Bei Embryonen dieser Größe ist die Ganglienleiste von Kopf und Rumpf bereits angelegt und wesentlich differenzirt; auch ist die Übereinanderschiebung, nach Froriep'schen Gesichtspunkten, bereits eine vollzogene Thatsache, es wird sich desshalb empfehlen, will man diese Gesichtspunkte kritisch würdigen, auf noch jüngere Stadien zurückzugreifen und zu untersuchen, ob dabei bestätigende Elemente für dieselben zu Tage treten.

Schon Embryonen von 4 mm Größe reichen hin, um das eine der Froriep'schen Argumente wesentlich zu entkräften — das topographische. Verfolgt man nämlich die Bildung der Ganglienleiste des ganzen Kopfes, den Vorderkopf eingeschlossen, so wird man von einem Unterschiede der Entstehung der Kopf- und Rumpfganglienleiste aus, oder des Zusammenhanges mit dem Medullarrohr nichts gewahr. Beide entstehen durch Wucherung der dorsalsten in und neben der Mittellinie des Medullardaches liegenden Zellen (Taf. 24 Fig. 1—16; Taf. 25 Fig. 1—13; Taf. 30 Fig. 5—8). Und zwar handelt es sich da nicht um abgegrenzte schmale oder von einander mehr oder weniger getrennte Localitäten, sondern das ganze Dach des Medullarrohres, des Vorderkopfes sowohl wie des Hinterkopfes und des Rumpfes, nimmt Theil an der Production von Zellen, welche mehrschichtig zwischen Ectoderm und Medullarrohr auftreten und nach beiden Seiten sozusagen abfließen. Nicht näher oder ferner der Mittellinie geschieht diese Zellenwucherung: das ganze Dach des Medullarrohres und die obersten Abschnitte der Wülste selber betheiligen sich auf der ganzen Länge des Rohres an dieser Wucherung. Wollte man also nur die Zellen, welche weiter seitlich aus diesem allgemeinen Productionsherde hervorgehen, für Elemente der Kopfganglienleiste ansprechen, diejenigen aber, welche unmittelbar aus dem Dach des Medullarrohres selber, also recht eigentlich aus der Mittellinie hervorgehen — an Mitosen ist dort kein Mangel — für die Rumpfganglienleiste beanspruchen, so würde letztere eben nicht, wie Froriep als entscheidend für seine Einschiebungs- resp. Einschmelzungstheorie festhält, nur bis zur caudalen Grenze der Ohrblase, sondern über den ganzen Vorderkopf sich ausdehnend, die Kopfganglienleiste aber weit in das Rumpf-, ja sogar das Schwanzgebiet reichend angenommen werden müssen — und damit würde die Scheidung einer specifischen Kopf- und Rumpfganglienleiste eben von selbst hinfällig werden.

Digitized by Google

Fasst man aber die kritische Localität, also die vor, neben und hinter der Ohrblase liegende, besonders ins Auge, so ergiebt sich bei diesem 4 mm messenden Embryo das Folgende. Die Ohrblase ist erst als einfache Verdickung und Vertiefung des Ectoderms vorhanden (Taf. 24 Fig. 5 *O.Bl*), welche aber an ihrem tiefsten Punkte bereits die Seiten des Medullarrohres berührt und durch diese Berührung die Ursache des Auseinanderweichens der hier bereits bestanden habenden Ganglienleiste wird; dieselbe steht davor als Facialismasse (Taf. 24 Fig. 4 und 5 *Fac.Pl*), dahinter als Glossopharyngeusmasse in directem Zusammenhange mit ihrem Quellgebiete, dem Medullardache, neben der Ohrblase aber zeigt sie sich als eine nur dorsal bestehende, mehr oder weniger dreieckige Masse von Zellen, welche zwischen dem oberen Theile der Ohrblase als äußerer, dem oberen Theile der Medullarwülste als innerer, und dem Rückentheil des Ectoderms als dorsaler Grenze liegt (Taf. 24 Fig. 5, Taf. 28 Fig. 5 u. 6) und, mit dem Medullardache in genetischem Zusammenhang stehend, quer von einer Seite zur anderen sich erstreckt. Es ist dies die Partie der Ganglienleiste, deren häufiges Fehlen bei *Pristiurus* und anderen Selachiern Rabl zu dem Fehlschlusse verführte, die prootischen Kopfnerven entstünden einzeln für sich ohne Vermittelung und Zusammenhang mit der Ganglienleiste; ich habe schon früher auf diesen Irrthum aufmerksam gemacht und freue mich, dass Froriep (pag. 372) jetzt meine Angaben bestätigt.

Von der Stelle nun, wo hinter der Verdickung und Vertiefung der Ohrblase die Ganglienleiste wieder vom Dache des Medullarrohres ungetheilt abwärts wächst, bis in den hinter dem zweiten Kiemensack liegenden Visceralbogen hinein, also außen an den Somiten vorbei, soll nach den Froriep'schen Anschauungen die doppelte Ganglienleiste beginnen: außen und dorsal die Rumpfganglienleiste, von der Mittellinie des Medullardaches ausgehend, innen und medial die Kopfleiste, von den oberen Seitentheilen der Medullarwülste entspringend. Wie verhält sich dem gegenüber der Befund am 4 mm langen Embryo? Ist von einer solchen Scheidung in zwei distincte Abschnitte der Ganglienleiste irgend etwas zu erkennen? Oder zeigt sich dieselbe genau so, wie an dem Vorderkopfe und an dem vordersten Theil des Rumpfes? Darauf wollen wir nun antworten.

Ich greife einen Querschnitt heraus aus der Reihe derjenigen, die hinter der Ohrblase folgen: Embryo XXXVIII 205 III 19. Auf beiden Seiten sieht man die Zellen der Ganglienleiste bis auf die

Digitized by Google

Höhe der Chordamitte zwischen Somitwand und Ectoderm herabziehen. Die Zellen dieser Partie der Ganglienleiste liegen durchaus unregelmäßig über und an einander, hier und da zu kleineren Klümpchen vereinigt oder in Intervallen von einander abstehend, je weiter dorsal um so mehr, die Zellen zu Lamellen geordnet und mit den Kernen in dorso-ventraler Richtung. Wo die Ganglienleiste von der lateralen in die dorsale Gegend umbiegt, also in der Nähe des Medullardaches, sieht man diese lamellenartige Lagerung am deutlichsten und kann verfolgen, wie die Zellen der Leiste in die dorsalst liegenden Partien der Medullarwülste umbiegen und mit den Zellen derselben zusammenhängen. Der ganze, das Dach des Medullarrohres an dieser Stelle bildende Zellvorrath biegt nach beiden Seiten in die Zellen der Ganglienleiste um, so dass man nur sagen kann, das auf dem Querschnitt dreieckig erscheinende Medullardach, welches sich wie ein breiter Keil von oben zwischen die dorsal höchstgelegenen Abschnitte der Medullarwülste hineindrängt, bildet das Quellgebiet der Zellen der Ganglienleisten; und von einer besonderen dorsaleren Schicht — also einer Rumpfleistenschicht — oder von einer aus den mehr seitlich liegenden Theilen der Medullarwülste selbst hervorquellenden Kopfleistenschicht ist um diese Entwicklungsperiode keine Rede. Man darf sich aber nicht an das Bild klammern, welches ein einzelner Schnitt liefert: gerade weil es sich um eine offenbar stark proliferirende Partie handelt, ändern sich die Bilder, welche die verschiedenen, auf einander folgenden Schnitte liefern. Denn während der eben erwähnte Schnitt einen scharfen abgerundeten Contour zwischen dem linken Medullarwulst und der Zellmasse des mit der Ganglienleiste verbundenen Medullardaches aufweist — eine Grenze, welche auf der rechten Seite nur schwach angedeutet ist — lässt der nächste Schnitt diese Grenze auch links verwischt erscheinen; der nächstfolgende aber weist sie auf beiden Seiten wieder scharf nach und zeigt das Medullardach links durch drei Zellreihen mit der Ganglienleiste in Zusammenhang, während rechts anscheinend nur zwei zu sehen sind. Auf dem nächsten, also dem 22. Schnitt der 3. Reihe, ist die Wucherung der Ganglienleiste noch beträchtlicher; aber auch hier betheiligt sich offenbar nur die mittlere Partie, d. h. das Medullardach selber daran — von den Seiten der Medullarwülste erfolgt nicht die geringste Theilnahme an der Zellvermehrungsarbeit der Ganglienleisten. Auf dem folgenden, dem 23. Schnitt, kann man mit der größten Klarheit übersehen, dass die innere, dem Me-

Digitized by Google

dullarrohr seitlich dicht anliegende Schicht der Ganglienleistenzellen bis an die dorsale Grenze des Medullarrohrlumens reicht, also über den dorsalsten Rand der eigentlichen Medullarwülste hinwegzieht und ausschließlich aus Zellen des Medullardaches hervorwächst. Es kann also auch hier nicht daran gedacht werden, die Kopfganglienleiste von anderer Stelle ableiten zu wollen, als von den dorsalsten, der Mittellinie nächst gelegenen Zellen des Medullardaches. Auf all den folgenden Schnitten wiederholt sich fortgesetzt dasselbe Bild mit wenigen und unwesentlichen Veränderungen, die darauf zurückzuführen sind, dass die Zellen, welche das Medullardach bilden, mal in größerer, mal in kleinerer Zahl und Schichtenfolge in die Ganglienleisten sich direct fortsetzen oder sich als Dach etwas stärker ansammeln. Immer zeigt sich die innerste Schicht der Ganglienleistenzellen eben so wie die äußerste aus dem Medullardach hervorgehend.

Betrachtet man nun die Zellen der nach abwärts wachsenden Ganglienleiste selber, wie sie auf beiden Seiten zwischen Medullarrohr und Ectoderm liegen, so kann man natürlich innere und äußere Schichten unterscheiden, in so fern eben die außen gelegenen Zellen die äußere, die innen neben dem Medullarrohr liegenden die innere bilden: von einer bestimmten, mehr oder weniger regelmäßig wiederkehrenden Anordnung der Zellen dieser in der drei- bis fünffachen Zelldicke vor uns liegenden Zellmassen ist nichts wahrzunehmen. Offenbar stauen sich die Zellen über den dorsalen Kuppen der Urwirbel und anderen Abkömmlingen des Mesoderms, gleiten aber in dünnerer Schicht an ihrer Außenseite hinab bis in die Gegend der späteren Seitenlinie, ja gelegentlich wohl noch ventraler.

Je weiter caudalwärts die Schnitte fallen, um so mehr vermindert sich die Masse der Ganglienleistenzellen, so dass sie nur noch dicht über den Urwirbeln 4—5fache Zellenreihen neben einander aufweist, auf den dorsaler sowohl wie auf den ventraler gelegenen Abschnitten aber oft nur als Lamellen von 2—3 Zellenbreite erscheint. Entsprechend vermindert sich auch die Zahl der Medullardachzellen; man kann desshalb mit noch größerer Klarheit erkennen, dass die innere Schicht der Ganglienleisten eben so wie die äußere aus den zelligen Elementen des Medullardaches entspringt. Freilich auch hier variirt die Anzahl der aus dem Medullardach hervorwuchernden Zellen, ja oft genug erscheint es, als ob die Enden der beiden Medullarwülste sich in die Höhe richten und, statt sich zum Dach zusammenzuschließen, vielmehr proliferirend nach den Seiten die Zellen der Ganglienleiste aus sich hervorgehen lassen, wie das

Digitized by Google

ja bei anderen Formen oft genug constatirt worden ist. An diesen Schnitten zumeist lässt sich erkennen, dass kein Unterschied in der Dignität der einzelnen Zellen besteht, die an dieser Stelle des Medullarrohres producirt werden, dass sie sich vielmehr aufs Gerathewohl an einander legen, ohne mit einander anders als nur durch zufälligen Contact zusammenzugehören. Von einem Gegensatz, wie FRORIEP ihn in späteren Stadien wahrgenommen zu haben glaubt, ist auch hier, so weit ich sehen kann, keine Andeutung vorhanden.

Verfolgen wir nun die Schnitte weiter in die Region hinein, in welcher jede Spur der Betheiligung einer besonderen Kopfganglienleiste ausgeschlossen sein muss, und sehen wir uns die Beschaffenheit des Ursprungs der hier nur allein vorhandenen Rumpfganglienleiste an (Taf. 24 Fig. 10—13)! Man sollte meinen, zwischen diesem Ursprunge und dem Ursprunge der reinen Kopfganglienleiste am Vorderkopf, wo nach FRORIEP doch keine Spur einer Rumpfganglienleiste vorhanden sein kann, resp. zwischen dem Occipitaltheil der Ganglienleiste, wo Kopf- und Rumpfleiste sich über einander schieben sollen, müsste ein wahrnehmbarer Unterschied bestehen. Aber jede Spur eines solchen fehlt: genau wie bei dem Ursprung der Occipitalganglienleiste sieht man die terminalen Partien der beiden Medullarwülste etwas dorsalwärts vorragen, proliferiren und nach jeder Seite in dreifacher Lamelle Zellen für die Ganglienleiste produciren, während gleichzeitig 2—3 Schichten so entstandener Zellen dorsal als Dach darüber liegen. Der einzige Unterschied, der sich allerdings grell bemerkbar macht, besteht in der geringeren Dicke der Seitentheile der Ganglienleiste und in der geringeren Längenausdehnung, den sie in diesem Stadium erreicht, da sie an der Spitze der bis auf halbe Höhe des Medullarrohres vorgedrungenen Urwirbel Halt macht. In der That erscheint die Ganglienleiste hier wie ein von dem Dach des Medullarrohres nach beiden Seiten ausgestülpter Sack, dessen Wände als einzellige Lamellen fast ohne Zwischenraum an einander liegen, so dass die äußere Lamelle von dem Sack der einen Seite in den des anderen übergeht, während die inneren Lamellen durch die Wucherung der terminalen Zellen der beiden Medullarwülste hervorgerufen werden.

Stellte man sich vor, dass an dieser Stelle (XXXVIII 205. V. 14) die Medullarwülste selbst allmählich eben so nach den Seiten aus einander wichen, wie am Hinterkopf, wo die Glossopharyngeus- und Vaguskerne sich später befinden, so würde man genau die gleichen Bilder erhalten, welche FRORIEP als gesonderte Ursprünge einer



Digitized by Google

Kopf- und Rumpfganglienleiste auf Taf. 17 abbildet: die innere Lamelle würde an den aus einander weichenden Medullarwülsten haften, während die äußere mit dem Medullardach in Zusammenhang bliebe. Die Rumpfganglienleiste hätte also genau wie die Ganglienleiste des Hinter- und Vorderkopfes einen doppelten Ursprung und bestünde wie jene aus zwei Lamellen, die aus einer Gesammtwucherung des Medullardaches und der terminalen Zellenbezirke der beiden Medullarwülste hervorgehen.

Sucht man an noch weiter caudalwärts gelegenen Schnitten die Art und Weise zu ergründen, wie an den mittleren und hinteren Rumpfabschnitten die Ganglienleiste entsteht, so überzeugt man sich leicht, dass sie auch nur aus Zellwucherungen des Medullardaches hervorgeht (Taf. 24 Fig. 14—16), die anfänglich auf dem Dache selbst liegen und allmählich nach beiden Seiten abfließen. Ist einmal eine Art von Kappe auf dem Medullarrohre entstanden, und setzen sich dann eben die Wucherungen weiter fort, so müssen die neu entstehenden Zellen die bereits vorhandenen vor sich herschieben oder sich zwischen sie drängen und mit ihnen um das Medullarrohr herum dahin wachsen, wo sie Platz finden.

Vergleicht man mit diesen Verhältnissen der Ganglienleiste am Rumpf dieselben am Vorderkopf etwa auf der Höhe der Trigeminus- oder Facialisplatte, so erkennt man sofort, dass auch hier die Entstehung der Ganglienleiste genau dieselbe ist, wie am Hinterkopf und am Rumpf — mit dem einzigen Unterschiede gegenüber dem letzteren, dass die Wucherung viel größere Dimensionen annimmt, die Dicke der seitlichen Massen der Ganglienleiste 8—10 Zellbreiten beträgt, und auch auf dem Medullardach eine viel compaktere Masse von Zellen sich ansammelt als hinten am Rumpfe. Nirgends aber entsteht diesen Zellen der Ganglienleiste des Vorderkopfes in diesem Stadium irgend ein Zuwachs aus anderen Quellen als aus den terminalen Zellen der Medullarwülste resp. aus den terminalen Zellen des Medullardaches selbst — wobei es selbstverständlich bleibt, dass Vermehrung der Ganglienleistenzellen durch Mitosenbildung an den verschiedensten Stellen ihres Verlaufs zu constatiren ist[1].

[1] In gewissem Sinne interessant, wenn auch nicht von directem Anwendungswerth für die hier behandelte Controverse ist es, dass an der Stelle, wo die nach innen vordringende Ohreinstülpung die Bildung eines regelrechten, ventralwärts sich ausdehnenden Stückes der Ganglienleiste hemmt resp. unmöglich macht, auch die Bildung des Medullardaches sich etwas verändert. An dieser Stelle des gehemmten Abflusses der wuchernden terminalen Zellbezirke der

Digitized by Google

Geht man in den Entwicklungsstadien der Ganglienleiste zurück bis zu Embryonen von 3 mm Länge (XXXVIII 208), so gewahrt man am Vorderkopf, speciell an der Stelle der späteren Trigeminusplatte, auf Querschnitten oft genug Bilder, in denen der terminale Bezirk der Medullarwülste, aus dessen Wucherung die Elemente der Ganglienleiste hervorgehen, größer erscheint, als er von dem vorigen Embryo beschrieben ward. Es ist aber schwer zu entscheiden, bis wie weit abwärts die terminalen Bezirke der Medullarwülste an der eigentlichen Zellwucherung Antheil nehmen: das Drängen der wuchernden von oben herabsteigenden Elemente ist so groß, dass sie oft genug in den Contour der Medullarwülste eingequetscht erscheinen und es schwer machen, zu entscheiden, ob sie vielleicht von Zellen des Medullarrohrs, die an dieser Stelle liegen, abstammen oder nur eingepresst sind. Aber selbst wenn das Erstere der Fall wäre, immer bliebe das Gesammtbild der entstehenden Ganglienleiste am Vorderkopfe genau dasselbe, wie am Rumpfe oder am Hinterkopfe — nur die Massenhaftigkeit der Wucherungsproducte bildet einen Unterschied; denn überall ist das Medullardach in erster Linie an diesen Wucherungen betheiligt.

Bei dem Embryo von 3 mm Länge erstreckt sich die bereits wahrnehmbare Ganglienleistenanlage kaum bis an die Querebene, worin der Dotterstiel liegt; daselbst sind noch einzelne Zellen außerhalb des eigentlichen Verbandes des Medullarrohres dem Dach desselben aufgelagert; hinter diesem Bezirk sieht man nur, wie das Dreieck des Medullardaches sich eben zur Wucherung anschickt, indem die einzelnen Zellen über den Contour des Daches hinauswachsen, Mitosen auf der in den Centralcanal hineinragenden Spitze dieses Dreiecks aber die Vermehrung andeuten. Man kann an diesen Schnitten

Medullarwülste drängen sich die innersten Zellen der bereits bestehenden Ganglienleistenbezirke (diejenigen, welche bei *Pristiurus* nicht gebildet werden oder aber frühzeitig nach vorwärts oder rückwärts dem Facialis oder dem Glossopharyngeus sich anschließen) sogar in die oberen Bezirke der Medullarwülste hinein, wo man sie leicht an der diametral entgegengesetzten Richtung ihrer Kerne erkennen kann. Auch dringen sie vom Medullardach gegen das Lumen des Medullarrohres vor, drängen die Medullarwülste etwas aus einander und wandern mitunter ein Stück weit in den Medullarcanal hinein (Taf. 25 Fig. 10 u. 11). Man darf aber diese Zellen nicht als ein Product anderer Localität ansehen, als gerade der terminalen Kuppen der Medullarwülste: ihre veränderte Lage resultirt nur aus der Compression dieser Theile durch die Einstülpung der Ohrblasen; denn an den Stellen, wo letztere nicht weiter nach innen vordringen, treten auch wieder normale Verhältnisse der Bildung des Medullardaches auf.



Digitized by Google

ungefähr abzählen, wie viel Zellen auf der wuchernden Oberfläche des Medullardaches neben einander an dieser Wucherung sich betheiligen: etwa 1 Dutzend. Die Längsdurchmesser dieser wuchernden Zellen sind noch alle radiär auf die Spitze des Dreiecks resp. auf die dorsalste Partie des Centralcanals gerichtet, die Zellen ragen aber alle etwas über den Rand des Medullarrohres hervor und bezeichnen dadurch die terminalen Partien der Medullarwülste, welche, im Gegensatz zu den anderen Theilen derselben, an der Production der Ganglienleistenzellen Theil nehmen, mithin das eigentliche Medullardach bilden.

Geht man noch weiter zurück zu Stadien, in denen der Medullarcanal eben erst angefangen hat, sich zu schließen (XXXVIII 211), so kommt man durch die dort zu beobachtenden Bilder leicht zu der Vermuthung, dass die Zellen des Medullardaches von Hause aus überhaupt nicht zu den Medullarwülsten sensu strictiori zu zählen seien, sondern dem Stück Ectoderm zugehören, welches bei Abschluss der Rohrbildung mit in den Verband des Rohres einbezogen wird, von dem sich dann erst die Zellen der eigentlichen Epidermis abtrennen. Der Verschluss des Medullarrohres erfolgt bei *Torpedo ocellata* überhaupt nicht gleichmäßig, vielmehr bleibt an verschiedenen Stellen auch des Rumpfes das Rohr noch offen, während es an anderen schon geschlossen erscheint. Diese zeitliche Unregelmäßigkeit erlaubt genaue Beobachtung des materiellen Geschehens (V. 898 IV. 1. ff.) und es ergiebt sich, dass die Verschlussplatte, also gerade das, was man das Medullardach nennt, bei *T. ocellata* aus der Verschmelzung der eingeklemmten Partie des Ectoderms hervorgeht, das sich unmittelbar an die terminalen Bezirke der Medullarwülste anschließt. Wo das Rohr noch nicht ganz geschlossen ist, vielmehr noch ein schmaler Durchgang zwischen dem Außenraum und dem Medullarcanal besteht, ist die Wandung dieses Durchgangs bis hinein an die nach innen concav umbiegende Wandung der Medullarwülste ausschließlich einschichtige Epidermis und besteht jederseits aus 2 oder 3 einander gegenüberliegenden Zellen; alle Contouren sind hier stark abgerundet, so dass bei der Vereinigung zunächst eine Berührung der innersten, dem Centralcanal und den terminalen Theilen der Medullarwülste anliegenden Zellen erfolgt, dann aber auch die folgenden zwei Zellen sich an einander schließen und mit einander und den innersten Zellen zusammen den Anfang des Medullardaches bilden, indem sie sich von den außen liegen bleibenden, bisherigen Kameraden trennen und in den Verband des nun zu einem Ringe

Digitized by Google

geschlossenen Medullarrohres aufgenommen werden, wobei sie sehr häufig dreieckig gegen einander abgeplattet erscheinen, mit der Spitze dem Centralcanal zu gerichtet. Diese Zellen beginnen nun zu wuchern: sie wachsen zunächst über den Contour des Medullarrohres dorsal hinaus, Mitosenbildung erfolgt, der enge Raum zwischen Medullarrohr und Ectoderm nöthigt die zunehmenden Zellen nach den Seiten abzufließen, und so beginnen die Ganglienleisten des Rumpfes. Ob sich später oder auch schon beim ersten Beginn Zellen der eigentlichen Medullarwülste an der Bildung der Ganglienleisten betheiligen, ist, wie schon gesagt, sehr wohl möglich, aber schwer festzustellen — oft genug glaubt man wahrzunehmen, dass auch Zellen der terminalen Abschnitte der Medullarwülste austreten und sich dem ventralwärts abfließenden Strom der Ganglienleisten anschließen, aber sicher ist, dass die aus der embryonalen Epidermis stammenden, den Medullarwülsten ursprünglich nur benachbarten Ectodermzellen, als Medullardach von der Epidermis abgelöst, den Haupttheil der Zellmassen produciren, aus denen die Rumpfganglienleiste bei *Torpedo* hervorwächst.

Es ist nun wichtig, zu constatiren, dass im Wesentlichen durchaus ähnlich die Kopfganglienleiste an solchen Stellen sich bildet, wo auch beim besten Willen keine Rede davon sein könnte, dass sich ein Theil der Rumpfganglienleiste darüber geschoben hätte — vor Allem also am Mittelhirn, also noch beträchtlich vor dem späteren Trigeminus, etwa in der Gegend der späteren Insertion des N. trochlearis. Man muss hier freilich nicht nur Querschnitte sondern auch Horizontal- oder, wie FRORIEP es lieber nennt, Frontalschnitte zur Prüfung des Thatbestandes zu Rathe ziehen — ja am besten thut man, wenn man Keilschnitte macht, welche sich nach der hier vor sich gehenden Achsenkrümmung des Kopfes richten (Taf. 30 Fig. 5—8). Man kann dabei constatiren, dass die Zellen der Ganglienleiste, freilich in beträchtlich größerer Zahl als am Rumpf, aus Gründen, die weiter unten erörtert werden sollen, gleichfalls aus dem Medullardach hervorquellen, sich zwischen demselben und dem darüber ziehenden Ectoderm ausbreiten und nach beiden Seiten abfließen. Dabei erkennt man, dass an dieser Stelle des Hirnrohrs, eben so wie zwischen den beiden Ohrblasen, bei der Massenhaftigkeit der Production der Zellen aus dem Hirndach und bei dem verhältnismäßig geringen Zwischenraum zwischen Medullarrohr und Ectoderm die innerste Schicht der Ganglienleistenzellen da, wo sie aus der horizontalen Richtung am Rücken in die

Digitized by Google

verticale an den Seiten des Medullarrohres übergeht, sich zum Theil in die Außenschicht der Medullarwülste eindrängt, und dass es oft genug so aussieht, als sprosste sie aus dieser mehr seitlichen Localität hervor; bei Vergleich der vor oder hinter solchem Bilde gelegenen Schnitte erkennt man aber fast immer, dass es sich nur um das mechanische Hineindrücken dieser Ganglienleistenzellen handelt, wodurch sogar mitunter der ganze Contour des daneben liegenden Stückes des Medullarrohrs platt gedrückt wird; die Längsachse dieser Zellen steht meist rechtwinklig zu der der Zellen des Medullarrohrs selbst; wo sie es nicht ist, kann man allerdings nicht unterscheiden, ob es sich um Ganglienleisten- oder Medullarzellen handelt. Unter keinen Umständen aber kann man bezweifeln, dass die Hauptmasse der Ganglienzellen des Kopfes genau so wie die des Rumpfes aus dem Medullardach entspringt, also eben so wie diese aus der Mittellinie herstammt, wenn auch eben so oder noch stärker als bei dem Rumpftheil der Ganglienleiste hier Zellen der terminalen Theile der Medullarwülste sich an der Wucherung betheiligen: ein Gegensatz des Ursprungs beider Theile der Ganglienleiste lässt sich in keiner Weise erweisen oder auch nur wahrscheinlich machen.

Es kann nicht die Aufgabe dieser Studie sein, alle Erscheinungen des Entstehens und der weiteren Entwicklung der Ganglienleiste, zumal bei den verschiedenen Arten der Selachier, zu erörtern: es handelt sich nur darum, festzustellen, ob Unterschiede und Gegensätze zwischen Kopf- und Rumpfganglienleiste bestehen, und wenn das der Fall, ob sie sich nur auf die von FRORIEP angenommene Weise erklären lassen, und ob besonders der Satz begründet ist, dass functionsfähige Visceral- und Spinalnerven in demselben Metamer niemals hätten zusammen existiren können. In der Entstehung der Ganglienleiste des Kopfes sowohl wie des Rumpfes konnten wir keinen wesentlichen qualitativen Unterschied nachweisen, nur einen quantitativen — sehen wir nun zu, ob die weitere Entwicklung etwa Unterschiede ergiebt, die sich nur begreifen ließen, wenn die FRORIEP'sche Auffassung adoptirt würde. Zu dem Behufe möchte ich mir erlauben, aus der Darstellung FRORIEP's das Folgende wörtlich anzuführen:

»— In dem Gebiet, wo die beiden Ganglienleisten neben einander liegen und scheinbar eine einzige Leiste bilden, ist ihre medullare Abschnürungslinie oder, vorsichtiger ausgedrückt, die Linie, in der die sie zusammensetzenden Zellen zeitweise mit der dorsalen Wand des Medullarrohres continuirlich verbunden sind, nicht identisch für

Digitized by Google

beide, sondern die Leiste des Rumpfes greift beiderseits nahe an der dorsalen Mittellinie in das Medullardach ein, die des Kopfes dagegen hängt mit letzterem in einer lateralwärts sich anschließenden, breiteren Zone zusammen und zwar an variablen Punkten, welche im Ganzen genommen mit zunehmendem Alter der Embryonen weiter lateralwärts zu rücken scheinen.«

Ich habe zunächst diesen Aussprüchen gegenüber zu betonen, dass sie keine ganz sichere Interpretation gestatten. Was ist unter der »lateralwärts sich anschließenden, breiteren Zone des Medullardaches« zu verstehen, mit der an »variablen Punkten, die im Ganzen genommen mit zunehmendem Alter der Embryonen weiter lateralwärts zu rücken scheinen«, die Kopfganglienleiste zusammenhängen soll? Dass die Medullarwülste des Kopfes allmählich mit ihren terminalen Enden sich von einander entfernen, ist ja bekannt, eben so dass das Medullardach sich im Bereich des gesammten Hirns sehr ausdehnt; in Folge dessen rücken auch die Ausgangs- resp. Ansatzpunkte der Ganglienleiste zugleich mit den Medullarwülsten lateralwärts. Bleibt doch auch an mehr als einer Stelle des Vorderkopfes ein Rest der Wucherung der Medullardachzellen in der Mittellinie liegen, ganz besonders am Dach des Mittelhirns, und wer bei Embryonen von 3—5 mm Länge Keilschnitte in der bereits oben empfohlenen Weise durch den Kopf legt, so dass sie der Richtung der Hirnbeuge resp. Krümmung folgen, der wird am Mittelhirn und besonders in der hinteren Gegend desselben Bilder erhalten, welche vollkommen aussehen, wie Querschnitte durch das Medullarrohr des Rumpfes. Das Medullardach erscheint hier fast ganz identisch mit dem des Rumpfes, und von seinen Zellen gehen unmittelbar nach beiden Seiten Ganglienleistenzellen aus, welche sich lateralwärts verdichten, aber auf einer Strecke von 30—40 Schnitten nicht ventralwärts in die Visceralregion ziehen. Die auf Taf. 30 Fig. 5—8 abgebildeten Schnitte liegen ungefähr in der Region des späteren G. ciliare, und die Ganglienleiste, welche hier bis an die Mittellinie des Hirndaches auch noch in späteren Stadien beobachtet werden kann, enthält diejenigen Zellen, aus deren späterer Umbildung der N. trochlearis hervorgeht[1]. Wenn also von der höchsten dorsalen

[1] Ich vermag aus FRORIEP's Darstellung nicht zu entnehmen, ob er der bestimmten Meinung sei, die Ganglienleiste — des Kopfes oder des Rumpfes — könne nur an einer Stelle mit dem Medullarrohr in Verbindung stehen: es scheint aber, dass etwas Ähnliches seinen Auffassungen zu Grunde liege; wie er denn auch einen Grund des Verfalls der vordersten Spinalganglien in dem

Digitized by Google

Partie des Mittelhirns, der Mittellinie nicht nur dicht angelagert, sondern über sie hinweggreifend die Kopfganglienleiste entspringen kann, so entkräftet das wohl sehr beträchtlich den von FRORIEP beschriebenen und abgebildeten Unterschied im Ursprunge der Rumpf- und Kopfganglienleiste, der in dem Bezirk des Nachhirns hinter der Ohrblase die über einander geschobenen Theile der beiden, ursprünglich nach FRORIEP ganz von einander geschiedenen und hinter einander gelegenen Ganglienleisten kennzeichnen soll. Wesshalb sollen auch nicht an dieser Stelle Reste der ursprünglich auch hier in der Mittellinie zuerst wuchernden Ganglienleiste sich erhalten haben, während andere Wucherungsproducte etwas weiter lateralwärts gerückt und dort irgendwie plasmatischen Zusammenhang oder auch nur Berührung mit den terminalen aber doch nicht mehr völlig median gelegenen Theilen der Medullarwülste des Nachhirns gefunden haben? Zur Erklärung des Zustandekommens dieses höchst einfachen Verhältnisses dürfte die FRORIEP'sche Hypothese des Übereinander-

---

Aufhören des Zusammenhanges derselben mit dem dorsalen Theil der Rumpfganglienleiste und durch diesen mit dem Medullarrohr erblickt (l. c. pag. 388 Anm.). Welche functionellen Beziehungen dieser celluläre — denn ein anderer kann wohl nicht angenommen werden — Zusammenhang der Ganglienleiste mit dem Medullarrohr in dieser frühen Entwicklungsperiode aber haben soll, ist mir nicht klar geworden: ich habe keinen anderen Zusammenhang entdecken können, als den der Abstammung des Zellmaterials der Ganglienleiste aus den Zellen des Medullardaches und der diesen nächst gelegenen terminalen Zellen der Medullarwülste, eine Abstammung, welche wohl darauf schließen lässt, dass einstmals auch ein Faserzusammenhang an diesen Stellen zwischen Medullarwülsten und peripherischen Nerven bestanden habe, der einer anderweiten Verbindung gewichen ist. Die aus dieser Localität herstammenden Zellen bewahren eben ihre Lebens- und Entwicklungsfähigkeit in sich selbst, gleichgültig, ob sie noch in Contact mit der Ursprungslocalität stehen oder nicht: das geht schon daraus hervor, dass sie alle ohne Ausnahme in gewissen gar nicht späten Stadien jeglichen Contact mit dieser Ursprungsstelle aufgeben und doch zu dem gesammten peripheren sensiblen Nervensystem sich gestalten, welches secundär durch Einwachsen von Fasern in neuen functionellen Zusammenhang mit dem Medullarrohr tritt. Das Zugrundegehen der vordersten Spinalganglien kann also schwerlich darin begründet sein, dass ihr Zusammenhang mit den dorsalen Theilen der Ganglienleiste und durch diesen mit dem Medullarrohr aufgehört habe: es müssen dafür andere, in den Zellen dieser vordersten Ganglienanlagen selbst gelegene Verhältnisse maßgebend sein. Diese Verhältnisse werden irgend wie in Abhängigkeit von phylogenetischen Functionsveränderungen gedacht werden müssen, wie sie eben das Werden und Vergehen ganzer Organismen und aller ihrer einzelnen Theile betreffen — für uns freilich bildet das einstweilen noch ein Buch mit sieben Siegeln, an dessen Öffnung und Entzifferung wir mit der äußersten kritischen Vorsicht zu gehen haben.

Digitized by Google

schiebens zweier ursprünglich getrennter und auf einander folgender Ganglienleisten eben desshalb nichts helfen, weil, wenn wir das Übereinanderschieben an der caudalen Grenze der Ohrblasen Halt machen lassen, die gleichen Verhältnisse am Mittelhirn unerklärt blieben, wo der Ursprung und ein relativ dauernder Zusammenhang der Ganglienleiste mit den der Mittellinie benachbarten Regionen des Medullardaches, wie eben betont, nachgewiesen worden ist. Andererseits lässt es FRORIEP selbst zweifelhaft, bis wie weit caudalwärts seine Kopfganglienleiste sich in die Rumpfgegend hineingedrängt habe (vgl. pag. 372, wo es heißt: »— die Ganglienleiste des Kopfes lässt sich in das Rumpfgebiet hinein verfolgen, wie weit, kann ich zur Zeit nicht mit Bestimmtheit angeben —«). Dieser Unsicherheit kann ich um so weniger abhelfen, als ich an eine besondere Kopfganglienleiste der Selachier nicht glaube; meines Erachtens handelt es sich, so weit der Unterschied zwischen Kopf und Rumpf auch an der Ganglienleiste zum Ausdruck gelangt, allerdings zunächst um die Verschiedenartigkeit und Verschiedenwerthigkeit der Ganglien und Nerven, welche den Kopf gegenüber dem Rumpf auszeichnen, wobei ganz besonders ins Gewicht fällt, dass gegenüber den rein sensiblen Producten der Rumpfganglienleiste die Zellen der Kopftheile derselben eine beträchtliche Betheiligung an der motorischen Sphäre erlangen, die sogar bei *Torpedo* in Gestalt der elektrischen Nerven eine ganz außergewöhnliche Bedeutung erreichen; aber auch in der sensiblen Sphäre hat zufolge des mächtig ausgedehnten Systems der Schleimcanäle und der Seitenlinie der Kopftheil ein gewisses Übergewicht über die Spinalganglionsphäre erlangt. Das Einlaufen der sensiblen oder sensorischen Fasern des Lateralissystems in das Nachhirn, und das Auslaufen der motorischen Seitenhornfasern aus demselben bedingen selbstverständlich andere Contactverhältnisse zwischen dem Kopftheil der Ganglienleiste und dem Nachhirn, als sie zwischen den Spinalganglien und dem Rückenmarksrohr bestehen; ganz besonders sind es am Ende des sog. Kopftheils die Seitenhornfasern, die einen großen Unterschied hervorrufen und jenen merkwürdigen Abschnitt der Ganglienleiste bilden, der von BALFOUR, mir und FRORIEP als Commissur bezeichnet worden ist. Dieser Theil unterscheidet sich von dem eigentlichen Kopftheil der Ganglienleiste dadurch, dass er keine sensiblen Fasern enthält: die sensiblen Vagusfasern und das ganze Gebiet der Lateralisfasern laufen in den eigentlichen Vaguswurzeln in das Nachhirn ein; die Spinalganglien sind, so weit die »Commissur« reicht, in Rück-

Digitized by Google

bildung; dieselbe wird also ausschließlich von Fasern des Accessorius gebildet, welche bekanntlich die Innervation des M. trapezius besorgen. Dass ein Überkreuzen der Accessoriusfasern und der vordersten motorischen und sensiblen Spinalnerven stattfindet, ist auch von mir keineswegs in Abrede gestellt worden, und um so weniger, als ich mich eingehend mit den Erscheinungen der Entwicklungsgeschichte des M. trapezius und seiner Innervation beschäftigt habe, wie ich schon in der 21. Studie pag. 217 ff. und 233 erwähnt habe.

Aber selbst wenn bei den vielen und tiefgreifenden Veränderungen und Verschiebungen, welche in der Occipitalregion des Selachierkörpers unzweifelhaft stattgefunden haben, auch solche geschehen sein sollten, die einer Art von teleskopischem Ineinanderschieben vergleichbar blieben, so wäre damit durchaus nicht erwiesen, dass dies nur durch den Ausfall hinterer cerebraler und vorderer spinaler Metameren geschehen sein könne. Eine wirkliche Analyse der mannigfaltigen, auf die verschiedensten Einflüsse zurückzuführenden, einander durchkreuzenden und doch wiederum auch bedingenden Processe, welche die gegenwärtigen topographischen Beziehungen aller Organsphären der Occipitalregion hergestellt haben, wird noch lange ein Pium desiderium bleiben: und wenn von vergleichend-anatomischer Seite gerade auf den M. trapezius verwiesen wird, als auf einen vermeintlichen rocher de bronze der Archipterygiumtheorie[1], so möchte ich meinerseits darauf hinweisen, dass gerade die auffallenden Beziehungen des Trapezius zu den übrigen Muskeln des Kiemenkorbes, seine weit nach vorn sich erstreckenden Fasern bei den Squaliden, seine geringe Ausbildung bei den Rajiden, seine Innervation und seine Entwicklungsgeschichte erst recht sorgfältig studirt und analysirt werden sollten, ehe die fundamentalen Processe, welche zur gegenwärtigen Gestaltung der Occipitalregion geführt haben, so sicher und so vollständig bekannt sein dürften, dass sie zu der Froriep'schen These berechtigen könnten: »typische Visceralbogennerven und typische Spinalnerven können nicht in denselben Metameren des Wirbelthierkörpers functionsfähig vorgekommen sein«. Gerade der N. accessorius, welcher den M. trapezius innervirt, hat specielle Beziehungen zu dem kritischen Theil der Kopfganglienleiste, den Froriep eben so wie Balfour und ich als Commissur bezeichnen, von dem Froriep nicht angeben

[1] Siehe Nachtrag!

Digitized by Google

kann, wie weit er in das Spinalgebiet hineingreife. Die Fasern des Accessorius sind Seitenhornfasern, also motorischer Natur, und sie treten aus an einer seitlichen, zwischen sensiblen und motorischen Wurzeln gelegenen Stelle des Medullarrohres, das eben gerade dieses Austrittes halber als »zusammengeschoben« angesehen wird. Dass hier Concentrationen stattgefunden haben, die man meinethalben auch Übereinanderschiebungen nennen mag, ist zweifellos, darin bin ich mit FRORIEP und Andern einverstanden, eben so mit der Äußerung FRORIEP's (l. c. pag. 391): »welche Motive [zu dieser Concentration oder Ineinanderschiebung] die treibenden sind, ist freilich eine complicirte Frage«; wenn aber FRORIEP gleich danach sagt: »dieselbe braucht hier aber vorläufig nicht gestellt zu werden,« so weiche ich allerdings sehr von ihm ab. Ich bin im Gegentheil der Meinung, dass diese Frage sofort gestellt werden muss, denn nur ihre ausreichende Beantwortung kann jene These von der Unmöglichkeit gleichzeitigen Vorkommens functionsfähiger typischer Visceral- und Spinalnerven in demselben Metamere eventuell rechtfertigen.

An und für sich ist ja kein Grund zu erdenken, wesshalb functionsfähige Visceral- und Spinalnerven in demselben Metamere nicht vorkommen könnten: die ersteren innerviren in der sensiblen Sphäre specifische Sinnesorgane und daneben auch die Haut des Kopfes, in der motorischen die Muskulatur der Kiemen und Kiefer; letztere liefern die sensiblen Nerven des Rumpfes mit Ausschluss der Seitenorgane und die motorischen der gesammten Urwirbelmuskulatur mit Einschluss der in den Kopfbereich eingedrungenen epi- und hypobranchialen Muskulatur — also eine gegenseitige Ausschließung beider Nervensysteme könnte nur dann stattfinden, wenn vorgängig bewiesen wäre, dass keinerlei Urwirbelmuskulatur im Kopfe noch vorhanden oder früher vorhanden gewesen sei, auch keinerlei Derivate derselben zu neuen Functionen übergegangen, sondern alle Kopfmuskeln visceralen Ursprungs seien. Eben so müsste ausgeschlossen werden, dass je in ursprünglichen Rumpfsegmenten Homologa der Visceralmuskulatur bestanden haben könnten, welche durch Seitenhornfasern innervirt gewesen wären. Da diese Fragen aber gerade das große Problem bilden, um dessen Lösung noch gerungen wird, die nur auf dem Wege der schärfsten Analyse ontogenetischer Mesodermentwicklung gelingen kann, so bildet die FRORIEP'sche These in gewissem Sinne eine Petitio principii. Sobald nachgewiesen oder wenigstens höchst wahrscheinlich gemacht werden kann — und das ist schon so und so oft unternommen worden und wird in

Digitized by Google

der ausführlichsten Weise von Neuem geschehen in den nächsten »Studien zur Urgeschichte«, welche im Manuscript fast vollendet vor mir liegen — dass in der That alle visceralen Muskeln des Kopfes von Anfang an mit entsprechenden Urwirbeln des Kopfes — sowohl des Hinter- wie Vorderkopfes — in Zusammenhang standen, dass von dieser Urwirbelmuskulatur der M. rectus externus als deutlichster, wenn auch in seiner Function veränderter Rest — er repräsentirt 6—8 Metameren! — übriggeblieben ist, dass der N. abducens, der ihn innervirt, als Rest resp. Collector eben so vieler vorderer Spinalwurzeln angesehen werden darf, so verringert sich, um es milde auszudrücken, die Wahrscheinlichkeit der Hypothese, dass der Kopf von Hause aus keine autochthonen Urwirbel gehabt haben sollte, außerordentlich. Wer es dann noch unternehmen will, den Beweis zu führen, dass die im Embryo nachweisbar vorhandenen Urwirbel des Hinterkopfes nur durch Übereinanderschieben der benachbarten Rumpf- und Kopfabschnitte an diese Localität gelangt seien, müsste zugleich den Beweis führen, dass der Rectus externus nicht aus verschmolzenen Urwirbeln des Vorderkopfes hervorgegangen sei, und er müsste gleichzeitig beweisen, dass der N. abducens nicht die Dignität einer oder einer Summe vorderer Spinalwurzeln besäße. Misslänge dieser Beweis — und ich bin überzeugt, dass er misslingen wird — so wäre die Hypothese von der Übereinanderschiebung von Kopf- und Rumpfmuskulatur in der Occipitalregion in dem von FRORIEP und FÜRBRINGER resp. GEGENBAUR angenommenen Sinne verloren, damit aber auch die These widerlegt, dass functionsfähige Visceral- und Spinalnerven nicht in demselben Metamere vorhanden sein könnten.

Ich habe diese Erörterung vorweg genommen, um nun auf die Frage zurückzukommen, ob thatsächliche Reste von Spinalnerven und Spinalganglien an den Ganglienleisten des Kopfes von *Torpedo ocellata* vorhanden seien, wie ich es in der 18. und 19. Studie beschrieben habe. Ich nannte dieselben Vagusspinalganglien (l. c. pag. 89), habe eine Reihe Abbildungen gegeben und über ihr Vorkommen berichtet. FRORIEP (l. c. pag. 388) bemerkt zu diesen meinen Angaben: »— ventralwärts, in dem ganzen Gebiet bis zur Gehörgrube, finde ich ventral oder medial von der Vagusplatte nirgends Zellen, die ich von der Rumpfganglienleiste abzuleiten in der Lage wäre. An der medialen Fläche der rudimentären Muskelplatte der Somite *w*, *v* und *u*« (nach meiner Terminologie *u*, *t*, *s*) »liegen

Digitized by Google

zwar in mehreren Schnitten Zellen mit größeren, dunkler tingirten Kernen, dieselben stellen sich aber durchweg als Begleitzellen der ventralen Wurzeln heraus, welche bisweilen wohlerhalten nachweisbar bleiben, auch wo von den ventralen Wurzeln selbst nichts mehr zu erkennen ist.« Und in einer Anmerkung auf derselben Seite fügt FRORIEP hinzu: »In dem ventralwärts von der Kreuzung der Ganglienleisten gelegenen Gebiet finden sich in der Regel keine Ganglienreste; sie kommen vor, ich will die Richtigkeit der Beobachtungen von DOHRN nicht bestreiten, aber sie sind äußerst selten. Meine Erfahrungen darüber eingehender darzulegen, gestattet der Rahmen der vorliegenden Abhandlung nicht, ich hoffe in besonderer Mittheilung darauf zurückzukommen.«

Dass es sehr leicht geschehen könne, celluläre Reste ventraler Wurzeln mit den von mir als Vagusspinalganglien beschriebenen Gebilden zu verwechseln, will ich meinerseits bereitwilligst zugeben, auch dass es vielleicht in manchen Fällen unmöglich sein dürfte, zu entscheiden, ob solche ventralen oder dorsalen Ganglienreste vorliegen — sind doch diese Zellen überhaupt selten und einstweilen nur bei *T. ocellata* und bei keinem anderen Selachier aufgefunden. Dass aber deutliche dorsale Ganglienreste auf der Innenseite der betreffenden Occipitalmyotome vorkommen, steht für mich außer Frage; ich halte es desshalb für erforderlich, durch genaueste Abbildung eines solchen Gebildes auch weiteren Kreisen die Möglichkeit zu gewähren, über die topographischen und sonstigen Beziehungen derselben eine eigene Meinung zu gewinnen, besonders auch darüber, dass es sich in dem abgebildeten Falle unter keinen Umständen um Reste ventraler Wurzeln handeln kann. Auf Taf. 26 Fig. 1—10 gebe ich ganz genaue, Zelle für Zelle copirende Abbildungen der einschlägigen Verhältnisse von einem 7 mm Länge messenden, in Horizontalschnitte zerlegten Embryo. Die Zeichnungen sind von Herrn Dr. GAST in 360facher Vergrößerung hergestellt. Fig. 2 ist der dorsalste Schnitt: er trifft die Vagusplatte (*vag*) gerade an der Stelle, wo die »Commissur« (*Comm*) in sie einmündet, indem sie den Urwirbel *u* (nach FRORIEP'scher Terminologie *x*) überkreuzt. Caudalwärts von dieser Überkreuzung beginnt das Spinalganglion *v*. Außer den genannten Gebilden sieht man zwischen Ectoderm (*Ect*) und Medullarrohr (*Med*) nur lose, sternförmig mit einander verbundene Mesenchymzellen. Auf der folgenden Fig. 3 sieht man bei (*Vg.Sp.G.*) einen Zapfen von nach innen, d. h. dem Medullarrohr zu gerichteten Zellen, welcher aus der Masse der Zellen der Vagus-

Digitized by Google

platte hervorgeht, von ihr mit breiterer Basis entspringt und mit seiner Spitze die Mesenchymzellen aus einander geschoben hat. Die Commissur zwischen Vagusplatte und Rumpfganglienleiste ist auf diesem Schnitte nicht mehr sichtbar, vielmehr geht die innere Lamelle des Urwirbels *u*, deren Zellen bereits Anstalt zur Umwandlung in Muskelfasern getroffen haben, zwischen Vagusplatte und Spinalganglion *u*, welches vom Ende der Commissur abwärts gerichtet neben diesen muskelbildenden Zellen sich findet, auf der Innenseite der Vagusplatte frontalwärts auf jenen Zapfen zu. Die Vagusplatte wird von Mesenchymzellen an ihrem hinteren Ende durchsetzt, so dass ein hinterster Theil abgeschnitten wird ($Vg_1$). Auf Fig. 4 ist von der Vagusplatte eben dieser abgeschnittene hinterste Theil sehr deutlich, weniger deutlich der vordere Theil; zwischen beiden sieht man die Mesenchym- oder aufgelösten Zellen der äußeren Cutislamelle des Urwirbels *u*, dessen innere Lamelle nun schon viel deutlicher ihre Ausbildung zu Muskelfasern begonnen hat Einige Zellen des Spinalgangliens *u* liegen durchaus deutlich inmitten des Mesenchyms — aber noch viel bestimmter erkennt man weiter vorn die als rundlichen Haufen liegenden Zellen des Vagusspinalganglions *s*. Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt die nächste Fig. 5, nur sind beide Ganglienklümpchen etwas kleiner geworden, und die Muskelfasern von *u* verschmelzen nach vorn mit denen des Myotoms *t*. Auf Fig. 6 macht sich der Umfang der Vagusplatte wieder mehr geltend, die Lücke zwischen ihr und dem hinten abgeschnittenen Theil *vg* wird geringer, die Myotome *u* und *t* lassen sich kaum mehr von einander trennen, die beiden Spinalganglienreste *u* und *s* weisen nur noch wenige Zellen auf, an dem ersteren (*u*) aber erscheinen einige vordere, vorgelagerte Zellen, welche bereits der von unten heraufsteigenden, zugehörigen motorischen Wurzel angehören. Auf der Fig. 7 sieht man, wie diese motorischen Zellen stark zugenommen haben, das Vagusspinalganglion aber ist nur einige wenige Zellen groß und verschwindet auf Fig. 8 völlig, eben so wie das Ganglion *u*, bei dem indessen einige schräg gegen das Medullarrohr, unterhalb der nebenliegenden Arterie verlaufende Fasern die Reste der ventralen Wurzel darstellen. Auf Fig. 1 habe ich bei nur 190facher Vergrößerung die dorsalere Partie der gesammten Ganglienleiste darstellen lassen, welche vor dem Myotom *u* nach außen sich vorwölbt, um dort die größere Zellmasse der Vagusplatte in sich aufzunehmen oder in sie überzugehen.

Es dürfte schwer halten, das vorstehend beschriebene Gebilde

Digitized by Google

anders zu deuten, als es hier geschehen ist. Dass das Ganglion *s* unmittelbar von der Vagusplatte herstammt, ergiebt der breite Ansatz auf Fig. 3; dass es sich dabei um eine homologe Bildung zu den darauf folgenden Spinalganglien handelt, erweist der Vergleich mit dem darauf folgenden Ganglion *u*; der einzige, aber sehr charakteristische Unterschied beider Gebilde besteht in der Anwesenheit motorischer Wurzelzellen bei letzterem, von denen bei ersterem keine Spur vorhanden ist. Nun sagt zwar FRORIEP, solche motorische Begleitzellen blieben bisweilen wohlerhalten nachweisbar, auch wo von den ventralen Wurzeln selbst nichts mehr zu erkennen sei: ich glaube indess kaum, dass FRORIEP dies Argument gegen die von mir festgehaltene Deutung des Ganglions *s* geltend zu machen bereit sein würde, wo doch die dorso-ventrale Ausdehnung dieses Ganglions und sein breiter Ansatz an der Vagusplatte sich einer solchen Deutung nur mit dem äußersten und schwerlich zu rechtfertigenden Zwange fügen würde. Um das deutlicher zu machen, habe ich auf Taf. 27 Fig. 1—17 Horizontalschnitte eines 7 mm langen Embryos abgebildet, welche durch einen Theil der rechten Occipitalgegend gelegt wurden. Diese Schnitte erläutern die topographischen Beziehungen zwischen Ganglienleiste, sensiblen Nerven, motorischen Nerven und Somiten *u*, *v* und *w*. Man sieht, wie die sensiblen Nerven und Ganglien *v* und *w* von der Ganglienleiste abwärts wachsen (Fig. 1—4), wie erst auf der Fig. 5 eine Spur der motorischen Nerven (*N*) auftritt, aber noch nicht in Contact mit dem gleichnamigen Spinalganglion *v*, wie dieser Contact erst auf Fig. 6 beginnt und bis Fig. 8 dauert. Auf Fig. 9 ist keine Spur des Spinalganglions oder von ihm ausgehender Zellen mehr zu sehen, dagegen eine Anzahl von Nervenzellen, die aus den beiden Wurzelbündeln zusammengeflossen sind und in der Nachbarschaft der Muskellamelle von Somit *v* sich ablagern. Diese Zellmasse bleibt auf Fig. 10—12 liegen, dann vermindert sie sich bis auf Fig. 15, wo sie verschwindet.

Die Verhältnisse des Metamers *w* weichen von den vorhergehenden etwas ab. Auf Fig. 1—6 ist die sensible Zellmasse beträchtlicher als bei Metamer *v*; auf Fig. 7 erscheint, der Muskellamelle von *w* dicht angeschmiegt, der erste dorsale Ausläufer des gleichnamigen motorischen Nerven ($N_1$), der sich aber überhaupt nicht mit der sensiblen Zellmasse verbindet, sondern, wie Fig. 9—11 beweisen, zwar seinerseits eine beträchtliche Ausdehnung erreicht, aber von dem schmaler gewordenen sensiblen Ast immer deutlich

Digitized by Google

getrennt bleibt. Von Fig. 13 an ändert sich das Größenverhältnis: der sensible Ast nimmt an Umfang zu, der motorische ab, erst auf Fig. 14 treten beide in Contact mit einander, der sensible nimmt auf Fig. 16, der motorische auf Fig. 17 ein Ende.

Vergleicht man mit diesen Bildern und dem von ihnen dargestellten Thatbestande die Verhältnisse des vorher geschilderten Vagusspinalganglions, so leuchtet es von selbst ein, dass es sich bei letzterem unter keinen Umständen um eine nach oben gerückte motorische Zellmasse handeln kann, sondern wie auf Taf. 27 Fig. 3 u. 4 um ein sensibles Spinalganglion. Von einem zugehörigen motorischen Nerven ist, wie schon gesagt, keine Spur aufzufinden, der Zusammenhang mit der Vagusplatte ist absolut unzweifelhaft — die Interpretation also schwerlich anders möglich, als sie von mir gewonnen worden. Sollte aber dennoch eine der FRORIEP'schen Auffassung verwandte Deutung versucht werden, so fehlt es nicht an weiteren Argumenten, sie abzuweisen. Zunächst habe ich auf Taf. 26 Fig. 9 einen Querschnitt aus dem Embryo XI. 857. VI. 15 abgebildet, welcher auf beiden Seiten in entsprechender Lage Zellklümpchen darstellt, die ich auch als letzte Reste zweier Vagusspinalganglien deute. Freilich ist das Bild nicht entfernt so klar und deutlich wie die Fig. 2—8 auf Taf. 26, aber dennoch glaube ich in meiner Interpretation nicht zu irren. Ich habe aber in der 19. Studie eine ganze Reihe von Fällen beschrieben, bei denen gleichartige Gebilde an der Vagus-Glossopharyngeusplatte zur Beobachtung kamen: darunter sind mehrere, welche der Fig. 3 gleichen und eine zapfenförmige Vorragung der Vagusplatte nach innen, dem Medullarrohr zugewendet, aufweisen; es fehlen aber an diesem Zapfen die abwärts zur Bildung eines gesonderten Ganglions erforderlichen Zellen. Solche Befunde deuten darauf hin, dass derlei Ganglionbildungen an der Vagusplatte zwar angelegt werden, aber auf halbem Wege stecken bleiben; sie lassen sich aber nicht so deuten, als handle es sich um Zellen, welche von unten herauf bis an die Vagusplatte hinaufgewachsen wären und dort als Zapfen übrig blieben, während die verbindenden Zellen und Fasern der motorischen Wurzel, von der sie ursprünglich etwa ausgegangen sein sollten, zu Grunde gegangen seien. Eine Reihe anderer Embryonen zeigen durch 2 oder 3 Schnitte solche Zapfen oder Verdickungen der Glossopharyngeus-Vagusplatte, aber dieselben sind dorsal, nicht ventral, am stärksten — ein Anhaltspunkt dafür, dass sie dorsal anfangen und ventral fortschreiten sollten. Es handelt sich also offenbar um zu Grunde gehende

Digitized by Google

Gebilde, zu denen nur noch der Anfang gemacht wird, die dann aber in der weiteren Entwicklung stecken bleiben und verschwinden.

Wenn es sich also bei dem auf Taf. 26 Fig. 1—8 abgebildeten Zellhaufen thatsächlich nur um einen Abkömmling der Vagusplatte und nicht um ein Product vorderer motorischer Nerven handeln kann, so bleibt noch übrig zu ermitteln, ob die Beziehungen dieses speciellen Zellhaufens zum Ganzen der Vagusplatte irgend welchen Anhaltspunkt geben, die FRORIEP'sche Hypothese vom Überkreuzen zweier gesonderter Ganglienleisten zwingend oder auch nur möglich erscheinen zu lassen. Nach FRORIEP's Auffassung müsste dieses Ganglion von der dorsalsten Partie der Gesammtzellmasse dessen, was ich Vagusplatte nenne, abstammen, denn diese dorsalste Partie entspräche dem frontalen Stück der Rumpfganglienleiste. Thatsächlich entspringt der Zapfen, dessen ventrale Verlängerung das Ganglion bildet, aus Zellen der Gesammtvagusplatte, welche sich zwar als ursprünglich der Ganglienleiste und nicht den seitlich angelagerten Placoden zugehörig kenntlich machen; von einer anderen Sonderung oder Trennung in dorsalere und ventralere Zellgruppen oder Zellschichten der Ganglienleiste ist aber keine Spur zu finden, weder durch wirkliche räumliche Scheidung, noch durch differenzirende Richtung der Zellkerne, auf welche FRORIEP Gewicht zu legen scheint. Soll die Richtung der Zellkerne irgend welche Bedeutung in solchem Betracht haben, so müssten die seitwärts gerichteten Kerne des Zapfens auf Fig. 3 dafür sprechen, dass derselbe mitten aus der Vagusplatte hervorwüchse — aber die Lagerung der Zellkerne hängt wohl oft genug von anderen Einflüssen ab als von ursprünglichen Wachsthumsverhältnissen, und dürfte schwerlich ausreichen, so verwickelte Processe, wie die hier in Frage stehenden, wesentlich aufzuklären. Prüft man mit denselben Kriterien und im Hinblick auf dieselben Deutungen den Zusammenhang des Ganglions *u*, welcher auf denselben Figuren dargestellt ist, so wird es eben so wenig gelingen, an dieser Localität der »Commissur« irgend welche Differenzirung des Zellmaterials zu constatiren, vielmehr geht die basale Fläche desselben ohne jede Unterbrechung in die Zellmasse der Commissur über, und die Richtung der Kerne dieser Zellen lässt keinerlei Differenzirung in dorsale Rumpf- und darunter liegende Kopfganglienleiste erkennen. Ja, nicht einmal in der Breite der Commissur ist eine Verschiedenheit zu erkennen: die über einander liegenden, also in den Schnitten auf einander folgenden



Digitized by Google

Zelllagen, aus denen ventral das Ganglion hervorwächst, sind von derselben Breite, d. h. 2—4 Zellen breit. Wenn also doch das Ganglion von der dorsalsten Partie der Commissur, der vermeintlichen überkreuzenden Rumpfganglienleiste herstammen soll, so muss die durchkreuzende Kopfganglienleiste gerade eben so breit sein wie jene, dieselbe also doch für die Dicke wenigstens eines oder zweier Schnitte völlig durchbrochen und von ihrem ventralen Producte, dem Ganglion, abgeschnitten haben — aber so sehr man sich bemüht, irgend Etwas zu entdecken, was als thatsächlicher Befund der Natur oder Lagerung der betreffenden Zellen auf derlei Ereignisse hindeuten möchte, es ist nichts davon zu finden, auch nicht einmal eine Andeutung der Umlagerung der Zellkerne.

Nun behauptet FRORIEP (l. c. pag. 388 Anm.), der Durchbruch der Kopfganglienleiste rücke bei *T. ocellata* nicht weiter caudalwärts als ungefähr auf die Mitte oder caudale Grenze des Urwirbels *x* (nach meiner Terminologie *u*), das ist also gerade die Stelle, von der ich hier spreche. Gleichzeitig aber sagt er auch, die Rückbildung der Spinalganglien schreite auch caudalwärts von dieser Stelle fort, — und das ist zweifellos und fast regelmäßig der Fall; da liegt doch nun die Folgerung sehr nahe, dass diese Rückbildung überhaupt nicht dadurch zu Stande gebracht worden sei, dass die »durchbrechende Kopfganglienleiste ein Ganglion nach dem anderen von der Rumpfganglienleiste abschneide«, sondern dass ganz andere Motive für dies allmähliche von vorn nach hinten geschehende Zugrundegehen der vordersten Spinalganglien angenommen werden müssen: denn wo es überhaupt keine Kopfganglienleiste mehr giebt, kann sie selbstverständlich auch keine Spinalganglien mehr »abschneiden«. Ich habe oben schon betont, dass die Ursachen dieses Zugrundegehens in den Zellen der Ganglien selbst gesucht werden müssen, und dass kein supponirter »Zusammenhang mit der Ganglienleiste oder durch diese mit dem Medullarrohr« dafür irgendwie verantwortlich gemacht werden könne: ich möchte auch noch darauf hinweisen, dass, wenn FRORIEP aus dem Vergleich zweier Embryonen von 4,65 mm und 5,25 mm Länge schließt, das Ganglion *x*, das bei dem kleineren noch voll entwickelt war, sei bei dem größeren bis auf einen geringen Rest geschwunden, dieser Schluss nicht beweisen könne, dass von Hause aus bei dem größeren Embryo eben dieses Ganglion so groß gewesen sei wie bei dem kleineren: die Dimensionen dieser Ganglien variiren so stark bei den verschiedenen Individuen, ja ihr Auftreten ist überhaupt ein so unregelmäßiges, dass

Digitized by Google

schon auf den Seiten desselben Embryos beträchtliche Unterschiede sich darstellen.

Kann ich somit in keiner Weise mit der FRORIEP'schen Anschauung von dem Bestehen zweier getrennter Ganglienleisten und ihrer Wirkung auf einander mich einverstanden erklären und noch weniger darin eine neue Stütze für die von mir bekämpfte Auffassung von der grundsätzlichen Verschiedenartigkeit eines besonderen Kopf- und Rumpfabschnittes des Wirbelthierkörpers erkennen, so bin ich dennoch bereit, einen Gegensatz in der geweblichen Composition beider Körpertheile zuzugeben. Und auffallenderweise localisirt sich dieser Gegensatz gerade in der Ganglienleiste!

Es ist bekannt, dass zuerst KASTSCHENKO darauf hinwies, ein beträchtlicher Theil der Zellen der Ganglienleiste werde nicht zur Bildung von Ganglien gebraucht, gehe vielmehr in das »Mesenchym« über (Anat. Anz. 3. Jahrg. pag. 464). Diesen Hinweis nahm GORONOWITSCH auf: in seinen Händen gestaltete er sich aber zu einer alles Herkömmliche so sehr anzweifelnden und umstürzenden Doctrin, dass man von den Ganglienleisten sagen durfte, sie trügen ihren Namen wie lucus a non lucendo: Alles ging nach GORONOWITSCH daraus hervor, nur keine Ganglien. Der Aufsatz von GORONOWITSCH »Unters. üb. d. Entw. d. sog. Ganglienleisten im Kopfe der Vogelembryonen« (Morph. Jahrb. 20. Bd. 1893 pag. 187 bis 259) ist so bekannt, dass ich ihn weiter nicht zu analysiren brauche: schon sein Titel lässt erkennen, dass GORONOWITSCH nicht an die Bildung von Ganglien und Nerven aus dem Material dieser Leisten glaubt, wenigstens so weit der Kopf in Frage steht. GORONOWITSCH ist in diesem seinen Aufsatze mit den beträchtlichen Schwierigkeiten der Aufgabe, die gewebsbildende Bedeutung der Ganglienleiste festzustellen, nicht fertig geworden, aber ihm bleibt das große Verdienst, energisch an den Dogmen der Tradition gerüttelt und den Zweifel in sein Recht gesetzt zu haben. Er ließ es unentschieden, ob die Bedeutung der von ihm periaxiale Stränge genannten Gebilde für die Entwicklung der Visceralbögen bloß darin bestehe, dass ein Theil derselben die Muskulatur der Bögen liefert, wie GOETTE angab, oder ob sie noch andere Functionen erfüllen. Er sagt: »früh erscheint eine zusammengesetzte Anlage, welche hauptsächlich mit der Entwicklung der Visceralbögen verbunden ist und in späteren Stadien auch das nervenführende Gewebe der Nerven liefert«. Was GORONOWITSCH in dieser seiner ersten Arbeit »nervenführendes Gewebe« nennt, bezeichnet er näher



Digitized by Google

auf pag. 237: »— durch diese Differenzirung entsteht eine Art Stützgewebe, in welches nachträglich die Neuroblastenfortsätze einwachsen. Dieses Stützgewebe ist für den Truncus mandibularis rein mesodermaler Herkunft, für den Truncus ophthalmicus aber gemischter Natur. Die beiden Stämme zeigen auf Isolationspräparaten eine absolut identische Structur.« Rein mesodermal nennt Goronowitsch Gewebe, welches nicht durch ectodermale Producte durchsetzt ist, gemischter Natur dagegen diejenigen, in denen Ectodermabkömmlinge enthalten sind. Dass dennoch beide Gewebe »absolut identische Structur« offenbaren, nennt Goronowitsch ein Beispiel dafür, wie genetisch verschiedene Gebilde, nämlich Derivate des embryologischen Bindegewebes (nervenführendes Gewebe) und Spongioblasten des Medullarrohres in Folge der Identität ihrer physiologischen Aufgabe in morphologisch identische Gebilde sich umwandeln, indem beide als Stützgerüste für künftige Nervenbahnen und Nervencentren dienen. Goronowitsch fügt gleich darauf hinzu: »Die Beschaffenheit des nervenführenden Gewebes erklärt uns die eigenthümlichen Structurverhältnisse, welche Dohrn (Studie 17, pag. 280) nach Schnitten von frühen Stadien der Nervenanlagen bei Selachiern beobachtete. Dieser Forscher fand, dass der Achsencylinder wie im Plasmakörper der Zelle eingeschlossen erscheine. In Wirklichkeit aber wächst der Achsencylinder (Neuroblastenfortsatz) in das schwammige Gerüst des nervenführenden Gewebes nachträglich ein und erscheint folglich auf Schnitten von allen Seiten umgeben von den Maschen der Fortsätze der Zellen, welche dieses Gerüst bilden.« Die Fehlerquelle, an welcher Goronowitsch zum Theil scheiterte, resp. sich in beträchtliche Widersprüche verwickelte, war auch hier die dogmatisch festgehaltene Neuroblasten- und Neuronentheorie; es leuchtet ein, wie wichtig es auch für den Fortschritt auf rein phylogenetisch morphologischem Felde war, die Hindernisse aus dem Wege zu schaffen, welche diese Theorie überall bereitete: die Parallelität phylogenetischer und neurogenetischer Arbeiten in den »Studien z. Urgeschichte d. Wirbelthierkörpers« ergab sich dadurch als durchaus nothwendig und wird sich auch noch weiterhin als unentbehrlich erweisen.

Anders als Goronowitsch fasste Miss Julia Platt das zuerst durch Kastschenko in Bewegung gesetzte Problem.

In dem Aufsatze: »Ontogenetische Differenzirung des Ectoderms in *Necturus* (Arch. Mikr. Anat. 43. Bd. 1894 pag. 911 ff.) sucht sie festzustellen, dass aus der Ganglienleiste außer den Ganglien-

Digitized by Google

zellen, welche später Nervenfasern »spinnen«, auch Mesenchym hervorgehe. »Bei *Necturus* . . . nimmt die Neuralleiste an der Bildung aller Kopfganglien . . . Antheil. Die Zellen der Neuralleiste bilden mit dem Mesentoderm kein gleichartiges Mesenchym. In das Mesentoderm an der Gehirnseite verlieren sie sich nicht. Sie haben offenbar nichts mit der Bildung des Schädels ‚. . . in der Region des Mittelhirns', dort, wo ‚die am meisten entwickelten Abschnitte der Leisten angelegt werden' zu thun, sondern wandern alle (mit Ausnahme der die Ganglien bildenden Zellen) von ihrer dorsalen Ursprungsstelle in die ventrale Kopfgegend aus, um dort, wo zuerst die Kopfknorpel erscheinen, das ‚Bindegewebe', in dem diese Knorpel sich entwickeln, zu bilden« (l. c. pag. 958).

In diesem Aufsatz war also zum ersten Male mit Bestimmtheit ausgesprochen, dass aus Zellen der »Neuralleiste« Kopfknorpel hervorgehen, was um so mehr hervorgehoben zu werden verdient, als Goronowitsch in seiner Arbeit (l. c. pag. 216) zwar die Entstehung der Cutis aus Ganglienleistenderivaten für möglich hält, aber ausdrücklich in Abrede stellt, dass unter den »skeletoiden Anlagen«, welche gleichfalls von Ganglienleistenzellen abzuleiten wären, »nicht die für höhere Formen bekannten Hautknochen, sondern vielmehr häutige Gebilde« zu verstehen seien.

Miss Platt ihrerseits schien noch nicht ganz frei von den Anschauungen der »Ausläufertheorie« der Nervenentstehung zu sein, wenigstens gebraucht sie den Ausdruck, dass die Ganglienzellen Nervenfasern »spinnen«, ließ es also genau genommen unausgesprochen, ob sie die Nervenfasern als Ausläufer der Ganglienzellen ansieht, oder nicht. Erst in dem zwei Jahre später publicirten Aufsatz »Ontogenetic Differentiations of Ectoderm in *Necturus*« (Q. Journ. Micr. Sc. [2] Vol. 38 pag. 511) sieht sie sich genöthigt, den unbestimmten Ausdruck »spinnen« aufzugeben, und tritt auf die Seite Derjenigen, welche sowohl motorische als sensible Fasern aus verschmolzenen Zellen hervorgehen lassen: immerhin aber bleibt es einigermaßen unklar, wie sich Miss Platt die Bildung der Nerven und Ganglien vorstellt, zumal da es nicht leicht ist, in dem aus an einander gereihten Notizen und Schnittbeschreibungen bestehenden Aufsatz zusammenhängende oder abschließende Urtheile und Anschauungen der Verfasserin zu gewinnen. In dem dritten Aufsatz »The Development of the Cartilaginous Skull etc. in *Necturus*« (Morph. Jahrb. 25. Bd. 1897 pag. 383ff.) spricht sich Miss Platt nur kurz über Nervenbildung aus, betont hauptsächlich, dass sogar

Digitized by Google

zerstreute Ectodermzellen, die also dem »Mesenchym« zuzurechnen seien, nervenbildend sein können, und benutzt dieses Argument, um zu betonen, dass die dem Ectoderm entstammenden Elemente des Mesenchyms ihren ectodermatischen Charakter auch bei der weiteren Entwicklung beibehalten. Den Haupttheil dieses dritten Aufsatzes über *Necturus* widmet sie aber dem Nachweis, dass die von ihr Mesectoderm genannten und dem Mesenchym zuzurechnenden Abkömmlinge der Ganglienleisten und anderer seitlicher Proliferationscentra des Ectoderms außer zu Ganglien und Nerven ganz besonders zur Bildung der Kiemen- und Kieferknorpel, ferner zu gewissem Bindegewebe und zu Dentin verwendet werden. Auch pag. 388 stellt sie in klarer und bestimmter Weise ihre Auffassungen denen von GORONOWITSCH gegenüber; aus welcher Gegenüberstellung aber wiederum hervorgeht, dass sie über die Rolle der Ganglienleistenzellen bei der Herstellung des peripherischen Nervensystems in all seinen zelligen Componenten nicht abgeschlossene Resultate besitzt, denn sie bezeichnet die von GORONOWITSCH behauptete Bildung der SCHWANN'schen Scheiden durch Ganglienleistenmaterial mit einem Fragezeichen und lehnt die GORONOWITSCH'sche Kategorie »nervenführendes Gewebe« als Product des Mesectoderms ab.

Ohne Kenntnis von dieser letzten Arbeit der Miss PLATT zu haben, veröffentlichte GORONOWITSCH im Jahre 1898 die schon von mir in der 21. Studie kurz erwähnte Arbeit über die »Cranialnerven bei *Salmo fario*«. In einer kurzen, der Wichtigkeit der Sache kaum gerecht werdenden »Anmerkung« auf pag. 32 dieser, in den Nouveaux Mémoires d. l. Société imp. d. Naturalistes de Moscou erschienenen Arbeit ändert GORONOWITSCH seine Grundanschauung über die Beziehungen der Ganglienleistenzellen zu den Nerven: er nennt das aus diesen Zellen hervorgehende Gewebe nun nicht mehr »nervenführend« sondern »nervenbildend« und erklärt diesen grundsätzlichen Wechsel seiner Auffassung mit Berufung auf die HENSEN'sche Continuitätstheorie, welche er der HIS'schen Auswachsungstheorie entgegenstellt. Dass GORONOWITSCH hiermit wohl nicht die Anschauungen HENSEN's getroffen hat, weiß jeder Leser der HENSEN'schen Arbeit, deren wesentlichsten Theil ich in der 20. Studie auf pag. 167ff. dargestellt habe: HENSEN lehnt ausdrücklich die — man kann das nicht oft und nicht nachdrücklich genug betonen — auf SCHWANN zurückzuführende Ansicht von der Entstehung der Nervenfaser aus verschmolzenen Zellen, deren Kerne eben die SCHWANN'schen Kerne bilden, ab und gesellt sich zu den Vertretern

Digitized by Google

der Remak'schen Auffassung vom Auswachsen der Nervenfasern aus den Ganglienzellen. Ich möchte das hier um so stärker betonen, als Goronowitsch in derselben Anmerkung sich der von mir in der 17. Studie »Nervenfaser und Ganglienzelle« dargelegten Auffassung über die Entstehung der Nervenbahnen anschließt und in seiner Darstellung über die Trigeminusnervenbildung auch sonst mit meinen Anschauungen vielfach übereinstimmt. Ob Goronowitsch Recht hat, so viel Gewicht auf die ursprünglich vorhandenen »Netze von mit plasmodischen Fortsätzen ausgestatteten Zellen« zu legen, aus denen sich erst allmählich, seiner Anschauung nach, die eigentlichen Faserbahnen auch der motorischen Nerven herausbilden, lasse ich einstweilen dahingestellt: die Discussion dieser Frage könnte allzu ausgedehnt werden und wird besser an anderer Stelle geführt. Es ist aber nicht leicht, aus seiner Schrift zu entnehmen, ob seiner Meinung nach diese plasmodischen Netze ausschließlich mesodermaler oder auch ectodermaler Herkunft seien und wie sie sich zu den verschiedenen Organen verhalten, welche sich früher oder später im Kopfbereich herausdifferenziren. Wenn Goronowitsch z. B. auf pag. 48 sagt: »das Entstehen des Achsencylinders ist das Resultat einer histologischen Sonderung in den plasmodischen Netzen des nervenbildenden Gewebes. Der Kern, sowie der Rest des Protoplasma der Zellen dieses Gewebes liefern die Scheidengebilde des Nervs und bei z. Th. ectodermal angelegten Stämmen — wahrscheinlich auch die zerstreuten Ganglienzellen, welche in solchen Nerven vorkommen« — so kann man mit dieser zwar nicht näher bewiesenen Behauptung einverstanden sein, muss aber gleichzeitig Bedenken tragen, der gleich danach folgenden These zuzustimmen: »es ist wichtig hervorzuheben, dass die Sonderung des Achsencylinders durchaus nicht im Bereich von Derivaten bestimmter Keimblätter verläuft. Der Achsencylinder der motorischen Nerven sondert sich vorwiegend im Protoplasma der mesodermalen Stränge des nervenbildenden Gewebes.« Was Goronowitsch hier mesodermal nennt, würde auch zweifelhaft bleiben, weil er an anderen Stellen die früher als nervenführenden, jetzt als nervenbildenden charakterisirten Stränge mal ectodermal mal mesodermal wachsen lässt[1] und gleich darauf sagt: »der proximale Abschnitt desselben wird aber

[1] Vgl. pag. 30 »es kann kein Zweifel darüber bestehen, dass der rein ectodermal angelegte Stamm des nervenbildenden Gewebes des N. ophthalmicus profundus später auf Kosten des umgebenden Mesoderms wächst«. Was heißt hier »auf Kosten«?

Digitized by Google

durch das Protoplasma ectodermaler Derivate geliefert«. Nun, entweder sind die nervenbildenden Gewebsstränge auch ectodermale Derivate, oder sie sind es nicht — wenn sie es sind, so hat der obige Gegensatz einer proximal und distal verschiedenen Bildungsweise des Achsencylinders keinen Sinn; wenn sie es nicht sind, so muss ich wenigstens auch an dieser Stelle den Darlegungen von GORONOWITSCH entgegentreten und sie zum mindesten einer bedenklichen Unklarheit zeihen. GORONOWITSCH ist nicht abgeneigt, in den »Ganglienleisten« Scleroblastenwucherungen zu sehen, welche einst als Schutzgebilde für das Centralnervensystem dienten, später aber durch andere Schutzgebilde ersetzt, reducirt und zu Mesenchym aufgelöst wurden (l. c. pag. 50). An eine Bildung von Knorpel aus Ectodermderivaten möchte GORONOWITSCH aber nicht glauben, ist auch abgeneigt, die KUPFFER'sche Ableitung der Knorpelspangen des *Ammocoetes* aus der »Branchiodermis« der inneren Schicht des Ectoderms zuzugeben. GORONOWITSCH zufolge entstehen »Knorpel in einem Bildungsgewebe, welches aus ectodermalen und mesodermalen Derivaten besteht«.

Die Aufstellungen von GORONOWITSCH und Miss PLATT sind schon früher Gegenstand der Kritik gewesen, so besonders durch RABL (Verh. Anat. Ges. 8. Vers. 1894 pag. 163 ff.). Die Bemerkungen RABL's beziehen sich indess nur auf die älteren Arbeiten beider Autoren und zugleich auf KLAATSCH's Anschauungen über ectodermatische Osteogenese. Sie erreichen somit nicht mehr den gegenwärtigen Stand des Problems, brauchen desshalb hier nicht weiter analysirt zu werden.

Dagegen hat CORNING in seinem Aufsatze »Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren« (Morph. Jahrb. 27. Bd. 1899 pag. 224 ff.) auch zu den letzten Angaben von Miss PLATT Stellung genommen und an den Embryonen von *Rana* die von Miss PLATT bei *Necturus* gewonnenen Resultate controllirt. CORNING erklärt sich auf Grund seiner Wahrnehmungen gegen die Auffassung, dass aus der Kopfganglienleiste Stützgewebe der Kiemenbogen hervorginge. In seiner streng sachlichen Darstellung begegnet man vielfach principiellen Einwürfen, welche die ganze Bedeutung der Frage darlegen; es wird desshalb sehr lohnend sein, die CORNING'sche Darstellung und Discussion als die bisher wohl klarste weiteren Erörterungen zu Grunde zu legen.

Schließlich sind ganz neuerdings die Arbeiten der Miss PLATT

Digitized by Google

wiederum angegriffen worden von G. Buchs[1], gestützt auf Untersuchungen an demselben Material, das ihr selbst als Grundlage ihrer Aufstellungen gedient hat: an *Necturus*. Ich kann leider nicht finden, dass die eigentliche Frage, um welche es sich dreht, durch Buchs irgend welche Förderung erfahren habe — nämlich die Frage, ob von den Ganglienleisten Materialien geliefert werden, welche, ohne zu Ganglien- und Nervengewebe verwendet zu werden, am Aufbau sei es des Kiefer- und Kiemenskelettes oder anderer, bisher aus rein mesodermatischer Quelle abgeleiteter Gebilde Theil nehmen. Buchs begnügt sich damit auszusprechen, es sei ihm in keinem Entwicklungsstadium möglich gewesen, einen directen Zusammenhang zwischen Ectoderm und Knorpelanlage oder ein Auswandern von Ectoderm- oder Ganglienzellen in diese Anlagen nachzuweisen; untersucht und beschrieben wird der Befund an Embryonen bis herab zu $5^1/_2$ mm Länge, und von vier noch jüngeren Embryonen heißt es, von Knorpelanlagen sei bei ihnen überhaupt noch nichts zu finden gewesen, die Anlagen der Nerven jedoch, die ja in der Entwicklung dem Knorpel voran sind, wären schon zu unterscheiden und hingen an gewissen Stellen mit verdickten Stellen des Ectoderms zusammen. Eine Ablösung von Ectodermzellen, die etwa in das Mesenchym eintreten, fände nicht statt.

Ich habe nun bei meinen Forschungen über die Mesodermgliederung des Vorderkopfes Zeit und Gelegenheit gesucht und gefunden, mir eigene Anschauungen über die eben erörterten Fragen zu schaffen. Es mag Manchem sonderbar klingen, dass ich nicht schon längst über eine so wichtige Frage im Klaren sei — aber wer den Umfang der in diesen Studien behandelten phylogenetischen Probleme und des zu bewältigenden Materials, andererseits aber auch die Macht traditioneller Auffassungen kennt und weiß, wie stark sie sich dem sog. unbefangenen Blick und Urtheil in den Weg stellen, der wird sich nicht wundern, dass selbst bei nach Jahrzehnten rechnender Beschäftigung mit der Ontogenie der Selachier und anderer niederer Vertebraten bei der außerordentlichen Fülle anderer und nicht weniger umwälzender Gesichtspunkte auf diese Frage kein Gewicht gelegt oder richtiger gesagt, sie gar nicht als Frage gestellt ward. Durch Kastschenko, Goronowitsch, Miss Platt und Kupffer ist sie nun aber gestellt und nach der einen Richtung beantwortet

[1] Über den Ursprung des Kopfskelettes bei *Necturus*. in: Morph. Jahrb. 29. Bd. 1902 pag. 582—613.

Digitized by Google

worden, durch Rabl, Corning und Buchs ist diese Antwort wiederum negirt: so halte ich es also für meine Pflicht, nun auch meinerseits einen Beitrag zu ihrer Entscheidung zu liefern, dem ich um so mehr Gewicht beilegen möchte, als ich mit vollster Aufrichtigkeit gestehen darf, in durchaus ähnlicher Auffassung wie Corning an die Untersuchung herangegangen, aber zu den Anschauungen Kastschenko's, Goronowitsch's, Miss Platt's und Kupffer's wenigstens in den Hauptsachen bekehrt zu sein. Es war anfänglich meine Absicht, diese Frage erst nach Bekanntgebung ausführlicher vergleichender Beschreibung der ontogenetischen Zustände des Vorderkopfmesoderms zu behandeln — aber der Versuch Froriep's, einen Gegensatz des Kopf- und Rumpftheiles der Ganglienleiste zu erweisen, welcher dazu berechtigen sollte, einen noch weiter greifenden, ab ovo aller phylogenetischer Entwicklung datirenden Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf der Wirbelthiervorfahren anzunehmen, hat mich bewogen, eine kurze Darlegung meiner Erfahrungen und Auffassungen schon an dieser Stelle zu geben. Ich benutze dabei wiederum die Embryonen von *Torpedo ocellata*.

Die Frage, ob ectodermatische Elemente sich am Aufbau der bisher als rein mesodermatisch angesehenen Gewebe der Kiefer- und Kiemenbögen betheiligen, wird erst actuell in Stadien, in denen die Ganglienleisten des Kopfes sich zu bilden angefangen haben — also in Stadien von über 3 mm Länge. Es wird also zum Verfolgen dieser Ereignisse nützlich sein, den Thatbestand an einem Embryo festzustellen, bei dem die Bildung der Ganglienleiste noch nicht begonnen hat; ich benutze dazu Querschnitte, weil sie am verbreitetsten sind, so dass die hier zu machenden Angaben am leichtesten nachgeprüft werden können.

Embryo XXXVIII 211 misst 3 mm Länge. Das Medullarrohr ist nur an wenigen Stellen des Rumpfes und am Zwischenhirn auf je einige Schnitte breit im Verschluss begriffen; an allen übrigen Stellen besteht noch ein schmaler offener Spalt, der in den Medullarcanal führt (Taf. 25 Fig. 5—7). Auf der Kuppe des Zwischenhirns findet bereits eine Auflockerung der Zellen der gesammten dorsalen Verschlussplatte des Medullarrohres statt, und bei dieser Auflockerung beginnen die äußerst gelegenen Zellen nach den Seiten zwischen Medullarrohr und Ectoderm auszuweichen, also den Anfang zur Bildung der Ganglienleiste zu machen. Auf keinem Schnitte sieht man aus dem sonstigen Ectoderm auch nur eine einzige Zelle nach innen vortreten und sich abgliedern. Dagegen sind die

Digitized by Google

Mesodermabschnitte, Urwirbel sowie Seitenplatten bis beinahe an den noch ganz offenen neurenterischen Canal deutlich angelegt. Das Vorderhirn zeigt die schon fast halbkugelig sich ausstülpende primäre Augenblase und auf ihrer Höhe auch die vordersten mehr oder weniger lockeren Zellen der vordersten Abschnitte der Mandibularhöhlen, also jene Zellen, aus welchen später die Elemente des M. obliquus superior des Auges hervorgehen, resp. von dieser Stelle ausgehende lockere Bindegewebszellen (Fig. 6). Die Zellen der späteren Prämandibularhöhle liegen noch als Gesammtmasse dem Vorderende des Entoderms dicht an. Am Vorderdarm sind erst ganz geringe Ausbuchtungen der späteren Kiemensäcke angedeutet, so dass die zwischen Entoderm und Ectoderm liegenden Seitenplatten noch nicht zu einzelnen Kopfhöhlenabschnitten aus einander gedrängt sind. Die innere Lamelle der Seitenplatten liegt dem Darm ziemlich dicht an (Fig. 7), nur einzelne Zellen treten an verschiedenen Stellen zwischen beiden auf — offenbar die ersten Spuren der späteren Arterien, die aus der inneren Lamelle der Seitenplatten herzustammen scheinen. Es sind dies die einzigen Zellen, welche in diesem Entwicklungsstadium frei außerhalb des engeren Verbandes zusammenhängender Lamellen zu finden sind; die frontalen und lateralen Zellen der Mandibularhöhlenwandungen, welche allein noch etwas ähnlich freie Lagerung zu besitzen scheinen, sind eben nur unregelmäßig gelagert, aber nicht einzeln und isolirt zwischen den übrigen Organanlagen zu finden.

Ein, äußerlich kaum längerer, aber doch um Weniges älterer Embryo XXXVIII 208 zeigt am Zwischenhirn und am Vorderhirn bereits eine beträchtliche Zunahme der Ganglienleistenzellen (Taf. 25 Fig. 1—4), welche auf beiden Seiten ventralwärts hinabrücken, zunächst aber noch als compacte an einander gelagerte Massen erscheinen, die sogar die Medullarwülste seitlich etwas eindrücken und zugleich das Ectoderm an einzelnen Stellen vorwölben, so besonders über und vor der bereits weiter ausgebildeten Augenausstülpung. An einigen Stellen scheint schon jetzt das Ectoderm wieder mit den Wucherungen der Ganglienleiste in Contact zu treten. An der Stelle, wo auf den Querschnitten zuerst die obersten Zellen der Mandibularhöhle in die Erscheinung treten, liegen die Zellen der eben so weit ventral hinabgeschobenen Ganglienleisten denselben auf (Fig. 3), ohne sich mit ihnen zu vermischen: die Zellen der Mandibularhöhle sind viel lockerer gelagert und kleiner, auch macht jede einzelne Zelle den Eindruck, ihren Plasmakörper weniger compact um den

Digitized by Google

Kern gelagert zu haben. Die Ganglienleistenzellen dagegen sind größer, ihr Plasma um den Kern concentrirt, und alle zusammen fester an einander geballt. Bei diesem Embryo ist der vordere Neuroporus noch offen, eben so auch der Canalis neurentericus; im Übrigen ist das ganze Medullarrohr aber bereits geschlossen. Zwischen Mittelhirn und Zwischenhirn (resp. Vorderhirn) ist eine kleine Partie des Medullarrohres, aus welcher keine Zellen in die Ganglienleiste übertreten — sonst aber ist vom Mittelhirn bis an die Rumpfpartie hinter dem Dottergang die gesammte dorsale Verschlussplatte des Medullarrohres in Zellvermehrung begriffen. Man kann an diesen Schnitten sehr leicht feststellen, dass eben die ganze Verschlussplatte an dieser Wucherung Antheil hat; und wie dieselbe die Seitenwand der Medullarwülste etwas eindrückt, das anliegende Ectoderm aber nach außen vorwölbt, so dringen die Wucherungsproducte auch in das Innere des Centralcanals wie eine Art Pfropf ein (vgl. oben pag. 564 Anm.). Von einer ausschließlichen Wucherung gewisser seitlicher Theile also ist keine Rede: an dem gesammten Kopf geht vielmehr die ursprüngliche Zellzunahme von der Verschlussplatte aus, die freilich in mehr als einem Falle noch nicht zum Verschluss gelangt ist, wenn die Bildung der Ganglienleistenzellen schon einsetzt. Ob und wie weit an diesem Proliferirungsprocess die dorsalsten Abschnitte der Medullarwülste theilnehmen, lasse ich wiederum dahingestellt, zumal da sich, z. B. bei dem vorliegenden Embryo, nicht feststellen lassen dürfte, ob eine Zelle der Ganglienleistenwucherung aus den Medullarwülsten hervorquillt oder in dieselbe eingepresst ist — so dicht liegt das Alles zusammen. Ganz besonders dicht an und in die Contouren der Medullarwülste sind die Zellen der Ganglienleiste eingepresst in der Gegend der späteren Ohrblasen, die bei diesem Embryo erst als einfache Verdickungen des Ectoderms angelegt sind, dessen Zellen besonders cylinderförmig neben einander liegen und eine Vermehrungszone außen hergestellt haben, in welcher zahlreiche Mitosen sich vorfinden. Ich habe schon oben auf pag. 564 erwähnt, dass hier eine starke Compression der sich vermehrenden Ganglienleistenzellen stattfindet, und so kann man auch hier am besten erkennen, dass das Plasma derselben mit dem Plasma der anliegenden Medullarzellen sich so an einander schmiegt, dass kaum irgendwelche Grenze zu erkennen bleibt. Hinter der Ohrverdickung wird der Zwischenraum zwischen Medullarrohr und Ectoderm wieder größer, und so legt sich auch eine massigere Wucherung der Ganglienleiste zur Herstellung der Glossopharyngeus-Vagusplatte an, aber

Digitized by Google

in diesem Stadium bleibt es noch bei einem einfach kappenförmigen Gebilde, welches freilich auch hier von der Mitte der Verschlussplatte ausgehend mehrere Zellbreiten dick sich dem Medullarrohr auflagert (Fig. 4): nach den Seiten abzufließen bereitet es sich eben erst vor. Im Hinblick auf die FRORIEP'sche Hypothese von der Existenz zweier sich über einander schiebender, getrennter Ganglienleisten verdient wiederum besonders hervorgehoben zu werden, dass irgend ein Unterschied in der Gestalt, Lagerung und Composition der Zellwucherung des Medullardaches im Bereich der Vagusplatte und der sich anschließenden Rumpfganglienleiste nicht zu bemerken ist: der einzige Unterschied, den man in den auf der Querschnitthöhe der Endocardzellmasse folgenden Schnitten constatirt, besteht darin, dass die Wucherung von da an weniger dick erscheint, indess ist auch das nicht so durchgreifend, dass nicht in einzelnen Schnitten der Rumpfganglienleiste zahlreichere Zellen getroffen wären, als an anderen; irgend eine wesentliche Differenz des Ausgangspunktes der Zellwucherung, wie die FRORIEP'sche Hypothese sie wohl voraussetzen lassen könnte, ist auch hier nicht vorhanden. Nach einigen weiteren 20 Schnitten hört die Wucherung der Verschlussplatte überhaupt auf, und nach noch weiteren 10—20 Schnitten auch die Auflockerung der Dachzellen des Medullarrohres. Zwischen Darmfaserplatte resp. der medialen Lamelle der Seitenplatten und dem Entoderm sieht man bei diesem Embryo schon die ersten Gefäßbildungen, die aus den losen Zellen sich hergestellt haben, welche aus der medialen Lamelle ausgetreten zu sein scheinen: an der Stelle des Endocards verschmelzen die beiderseitigen Gefäße zu einem gemeinsamen Gebilde, das nur nach hinten und nach vorn seine ursprüngliche Bilateralität erkennen lässt. Von irgend einer sonstigen Mesenchymbildung ist auch bei diesem Embryo noch keine Rede, die wenigen, neben den Seitenplattentheilen der Mandibularhöhlen sich findenden, lockeren Zellen sind zur Gefäßbildung bestimmt, aber noch nicht dazu gelangt.

Etwas weiter fortgeschritten ist ein gleichfalls als 3 mm lang bezeichneter Embryo XXXVIII 189 (Taf. 25 Fig. 8—13). Die Augenausstülpungen des Vorderhirns sind bereits über das Stadium reiner Halbkugeln hinweggeschritten, man sieht aber, dass dorsal resp. frontal von ihnen eine dicke Lage Ganglienleistenzellen sich lagert (Fig. 8), welche an dem Hinterrande der Augenblase abwärts geht, wenn auch nur auf wenigen weiteren Schnitten. Vor der Augenblase ist noch keine Ganglienleistenzellmasse zu erkennen. Auf einem

Digitized by Google

Schnitt, der gerade durch die Mitte der Augenblase und durch den vorderen oder unteren Rand des Neuroporus geht, treten die ersten Zellen der Mandibularhöhle in die Erscheinung. An dieser Stelle misst die Dicke der Ganglienleiste resp. der Trigeminusplatte, denn um diese handelt es sich hier, bereits 6—7 Zellstärken, in welche mitten hinein die vordersten rein mesodermalen, etwas aufgelockerten Zellen der Mandibularhöhle sich lagern; es gerathen somit einige Ganglienleistenzellen auch medial von den Mandibularhöhlenzellen zwischen sie und das Medullarrohr. Zunächst reichen diese aber nicht weit abwärts und caudalwärts, während die außen, zwischen Mandibularhöhle und Ectoderm sich findenden Zellen der Ganglienleiste in einzelnen Strängen oder Packetchen von unregelmäßiger Gestalt weiter caudalwärts sich vorfinden. Es wird leichter sein, die Ausdehnung und das Wachsthum dieses Theils der Ganglienleiste auf Sagittalschnitten kenntlich zu machen, was nachher geschehen soll (vgl. Taf. 29 Fig. 1—3). Betonen will ich hier nur, dass der vorliegende Embryo noch keine Ganglienleistenzellen in der Umgebung der eigentlichen Seitenplatten aufweist, dass aber auf der Innenseite der letzteren die gefäßbildenden Zellen sich schon zu einzelnen, ein deutliches Lumen aufweisenden Gefäßröhren zusammengeschlossen haben (Fig. 10 *Art.*). In der Facialisgegend findet man die Ganglienleiste als dicken Wulst schon beinahe bis auf die Ebene der Chorda hinabgestiegen (Fig. 10), aber darüber hinaus und in die Region der Seitenplatten ist auch hier noch nichts von lose vorrückenden Zellen, sei es der Ganglienleiste oder irgend welcher anderer Provenienz, zu sehen. Hinter der Ohrblase reicht die Ganglienleiste erst bis auf den halben Umfang des Medullarrohres hinab (Fig. 12), und so findet sie sich auch noch auf einer Reihe von Rumpfsegmenten selbst hinter dem Dottergang, wo sie freilich mehr als eine mehrschichtige Zellkappe dem Medullarrohr aufliegt (Fig. 13).

In dem Embryo XXXVIII 205, der 4 mm Länge zeigt (Taf. 24 Fig. 1—7), sieht man nun die einzelnen Klümpchen der Trigeminusplatte schon weiter ventralwärts und in die Region der Seitenplatten vorgedrungen, und zwar sowohl die Stränge, welche von der eigentlichen Trigeminusplatte ausgehen, als auch diejenigen, welche hinter der Augenblase und außen von der allmählich bestimmtere Gestalt annehmenden Prämandibularhöhle sich befinden (Fig. 2 und 3). Auf Schnitten, die etwa auf der Höhe der Facialisganglienmasse und des Anfangs der noch immer nur verdickten und noch nicht eingestülpten Ohrblase verlaufen (Fig. 4 *Mesect. 1*), sieht man,

Digitized by Google

wie Zellen der Trigeminusplatte auf die innere, mediale Seite des Seitenplattenabschnittes der Mandibularhöhle hinübergleiten und den späteren Muskelschlauch des Mandibularbogens zu umschließen beginnen. Dieses Umschließen fängt auf der mittleren Länge des Muskelschlauches an: auf der Bauchseite ist das Zellmaterial der Ganglienleiste nur erst mit wenigen Zellen zu erkennen (Fig. 3 und 4 *Mesect. 2*), und der Muskelschlauch ist noch ganz frei, nur einige lose Gefäßzellen bemerkt man zwischen ihm und dem Ectoderm resp. auch der Entodermwandung (Fig. 5 *Spr. Art.*). Dieser Embryo zeigt die Glossopharyngeusplatte schon über das Niveau der Chorda hinab gewachsen (beiläufig bemerkt zeigt sich gerade hier als alleinige Quelle des gesammten Materials der Ganglienleiste die keilförmige Verschlussplatte des Medullarrohrs, genau wie bei den hintersten Rumpfsegmenten), ja an alle den Stellen, welche nicht durch das Vordringen der entodermalen Kiementaschen und ihre Verschmelzung mit dem Ectoderm versperrt sind, dringen die Ganglienleistenzellen schon in die Visceralbogen selbst ein.

Für die weitere Darstellung der Entwicklung innerhalb der Hyoid- und der anderen Visceralbogen werden sich besser Horizontal- als Querschnitte eignen, nur für den Mandibularbogen sind wegen seiner schrägen Lagerung Querschnitte besser — und da gerade der Mandibularbogen seiner besonderen Stellung und Function wegen bemerkenswerth ist, so will ich ihn hier noch eingehender schildern.

Ich lese von dem gleichfalls als 4 mm lang bezeichneten Embryo XXXVIII 209 (Taf. 28 Fig. 1—6) das Folgende ab. Auf der Querschnitthöhe dicht unter der ventralen Grenze des großen Sinus cephalicus, wo also die späteren Spritzlochgefäße in denselben einlaufen, ist der Muskelschlauch des Mandibularbogens — der natürlich noch immer nur aus einem auf dem Querschnitt birnförmig ausgezogenen Rohr von epithelartig gelagerten Mesodermzellen besteht — auf seiner Innenseite begrenzt von eben diesem Arterienbogen, der mit seinen feinen platten, aber deutlich zelligen Wandungen zwischen dem Entoderm und dem Muskelschlauch liegt. Mit Ausnahme dieser Localität findet sich der embryonale Muskelschlauch auf allen Seiten umgeben von locker an einander liegenden Ganglienleistenzellen, welche dorsalwärts sogar in dichten Massen zusammenliegen, ventralwärts dagegen erst als eine einzellige, unregelmäßig gestaltete Schicht sich darstellen, die aber bei diesem Embryo als

Digitized by Google

Zeichen weiterer Entwicklung schon die ventrale Wandung umzogen hat und bis an die Grenze der noch undurchbrochenen Mundspalte reicht (Fig. 3). Also gegenüber dem vorigen Embryo hat das Ganglienleistenmaterial sich weiter ventralwärts gezogen und umfasst nun schon den Muskelschlauch von allen Seiten, die Stelle, wie gesagt, ausgenommen, wo die Arterie liegt. Weiter caudalwärts gerichtete Schnitte, auf denen der Durchmesser des Arterienstammes geringer wird, lassen erkennen, dass die Schicht der Ganglienleistenzellen auch das Gefäß mit einschließt, also einen Cylinder um den Muskelschlauch bildet (Fig. 4 u. 5), der einstweilen freilich von locker an einander grenzenden, durch plasmatische Ausläufer hier und da verbundenen oder auch ganz von einander getrennten Zellen gebildet wird, die nachweislich aus keiner anderen Quelle herstammen, als aus der Ganglienleiste. Andere lockere oder losgelöste Ento- oder Mesodermzellen existiren zu dieser Zeit nicht in dem Mandibularbogen. Prüft man die Schnitte caudalwärts bis auf die Höhe der noch kaum scharf definirten Schilddrüse, so findet man Ganglienleistenzellen noch vorhanden, aber wesentlich nur auf der ventralen und medialen Seite des Muskelschlauchs, der gleich darauf in die Wandung der Pericardialmembran einmündet (Fig. 6).

Ich möchte hier die Beschreibung des Bildes einfügen, das ein Embryo von 4—5 mm Länge XXXVIII 161 darbietet, welcher in schräg horizontaler Richtung geschnitten ward, um gerade die Zustände des Mandibularbogens und der Mundspalte in der Längsachse beider Gebilde zu treffen. Man erkennt an diesen Schnitten auf das deutlichste (Taf. 29 Fig. 1—3), wie ein lockerer Mantel von Ganglienleistenzellen den Muskelschlauch des Mandibularbogens zugleich mit der Arterie umgiebt, seinerseits aber wieder durch Entoderm und Ectoderm begrenzt wird. Auch an diesen Bildern bleibt der Eindruck derselbe, dass dieser Mantel lockerer Zellen ausschließlich von Zellen der Ganglienleiste gebildet wird, und dass aus dem Muskelschlauch oder aus anderer Provenienz sich nichts denselben bisher beigemischt hat.

Auf entgegengesetzte Weise hergestellte Querschnitte, welche der Kopfbeuge entsprechend in radiärer Richtung auf die Längsachse gerichtet waren, zeigen bei einem Embryo von $4^1/_2$ mm Länge eben so wenig eine Spur von Zellen anderer Provenienz in den Mandibularbogen zwischen Muskelschlauch und Ectoderm resp. Darm. Es ist hier der Ort auf eine Erscheinung aufmerksam zu machen,

Digitized by Google

die mir zwar seit vielen Jahren bekannt ist, aber, so weit ich sehen kann, noch nicht in der Litteratur erwähnt ward.

Man trifft nämlich in Embryonen, die erst 5—6 mm Länge erreicht haben, an der ventralen Seite der Mandibularbogen, in der Nähe der Schilddrüse, bei *T. ocellata* regelmäßig, bei *T. marmorata* häufig, dem Ectoderm dicht angelagert und von den Mesenchymzellen auf der inneren Seite umgeben, blasse Zellen, welche durch ihre Erscheinung sofort den Eindruck embryonaler Ganglienzellen machen (Taf. 27 Fig. 18—22 *Gz*). Es ist mir lange zweifelhaft gewesen, ob diese Zellen autochthon da entstehen, wo man sie antrifft, oder ob sie von der Ganglienleiste aus ventralwärts gewandert seien. Ich nahm das Letztere an, da ich schon seit längerer Zeit wusste, dass überhaupt Zellen der Ganglienleiste so weit ventral wandern, und weil ich in der Umgebung der Thyreoidea, des Conus arteriosus und verschiedener seiner arteriellen Äste bei fast allen Selachierembryonen unzweifelhafte Ganglienklümpchen fand, deren Herkunft mir sonst unerklärlich war. Besonders *Pristiurus* weist recht ansehnliche und zahlreiche solcher Ganglien auf. Als ich nun begann, die Frage des Visceralbogenmesenchyms genauer ins Auge zu fassen, lag es nahe, darüber ins Klare zu kommen, ob diese Ganglien etwa mit den Mesenchymzellen zugleich ventralwärts wandern. Es hat sich aber mit ziemlicher Sicherheit ergeben, dass sie autochthon im ventralen Ectoderm der Mandibularbögen entstehen[1] durch Umwandlung normaler Ectodermzellen. Danach

[1] Obschon die hier berührte Frage nach Ursprung und Bedeutung dieser Ganglienzellen eine ausführlichere Behandlung erheischt, besonders auch unter dem phylogenetischen Gesichtspunkt, so will ich doch hier nur einige weitere Angaben über die factischen Verhältnisse ihres Entstehens machen. Diejenige Partie des Ectoderms, welche dorsal bis an die anstoßende, aber nicht durchbrechende Verlängerung des entodermalen Spritzlochsackes reicht, ventral aber von der Thyreoidea-Ausstülpung begrenzt wird, ist der Mutterboden dieser Ganglienzellen. Sie erzeugen sich durch Mitosen und nachfolgende Differenzirung des Plasmas an verschiedenen Stellen dieses Stückes des Ectoderms, die Hauptstelle aber ist direct ventral unter dem aus Mesodermzellen bestehenden Muskelschlauch zu suchen. Die hier erzeugten Ganglien- oder Nervenzellen legen sich zunächst dem Ectoderm an (V 937 und besonders XXXIX 555 V u. VI), wandern aber, oder werden geschoben, nach der Thyreoidea zu und finden sich den Seiten derselben angelagert. Es giebt aber auch Fälle (Taf. 27 Fig. 21) wo der Mutterboden (XXXIII 945 VI) dieser der Thyreoidea sich anlagernden Zellgruppen aus demjenigen Theile des Ectoderms abstammt, welcher seitlich weiter dorsal liegt, dicht unter der Linie, welche von der Verlängerung des entodermalen Spritzlochsackes — die ich aus morphologischen Gründen



Digitized by Google

treten sie in das Innere des Mandibularbogens resp. des Hyoidbogens und breiten sich unter dem Ectoderm als eine unregelmäßig gestaltete, netzförmige Schicht von Nervenzellen, die mit einander plasmatisch in Berührung bleiben, aus; später trifft man sie bei Embryonen von 9—20 mm Länge in verschiedener Gestalt und Zahl als Ganglienhäufchen in der nächsten Nähe der Thyreoidea oder des Conus arteriosus oder an den Wurzeln der vorderen beiden Paare von Arterienbögen. Diese Zellen finden sich also bereits zu einer Zeit vor, wo noch keine Spur eines anderen Nervenstranges im Inneren des Mandibularbogens zu sehen ist, sondern nur lose Mesenchymzellen zwischen dem aus epithelartigen Zellen gebildeten Schlauch der Seitenplatten und dem Ectoderm resp. Entoderm vorhanden sind. Wie weit diese autochthone Ganglien- und Nervenbildung an der definitiven Innervation der Thyreoidea betheiligt ist, wie weit sie mit der Bildung der sog. Nebenschilddrüsen zu thun hat oder vielleicht die Grundlage der Carotidendrüse abgiebt, wäre wohl der Mühe werth, genauer festzustellen, besonders da nach den letzten Untersuchungen über die Carotidendrüse ein besonders hervorragender Antheil an ihrem Aufbau Ganglien- und Nervenzellen zufallen soll. Liegen doch manche dieser Ganglienklümpchen bei *Pristiurus* in solcher Nachbarschaft der Anfänge der Arterienbögen, dass sie fast von der Wandung derselben umfasst werden.

Wenn also mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, dass die Ganglien- und Nervenzellen in der Schilddrüsengegend auf autochthone Production des Unterkiefer- und Kehlgegend-Ectoderms zurückzuführen sind, so wird es immer wichtiger, die Menge von Zellen, welche schon in so frühen Stadien aus der Ganglienleiste in den Mandibular- und in die übrigen Visceralbogen herabsteigen, in ihren weiteren Schicksalen zu verfolgen und festzustellen, was aus ihnen wird, ob sie zu Grunde gehen oder ob aus ihnen dauernde Gebilde der Visceralbogengegend hervorgehen.

---

als Pseudobranchialrinne bezeichne — gebildet wird (Taf. 27 Fig. 22 *Gz*). Von beiden Ursprungsstellen schieben sich die proliferirten Zellen entweder ventral oder dorsal über den mesodermalen Muskelzellenschlauch an die Seite der Thyreoidea: diese Verbindung sieht man noch an Stadien von 5—7 mm Länge erhalten, später trennen sich die dort gelagerten Zellen von ihrem Erzeugungsort ab und bleiben neben der Thyreoidea liegen, so dass man in späteren Stadien nicht feststellen kann, von wo sie kamen. Außer am Mandibularbogen finden sich ähnliche Zellen auch am Hyoidbogen, wo ich sie bei Embryonen von 5—9 mm Länge gefunden habe (XXXVIII 100, 103, 149 u. 156).

Digitized by Google

Schon bei Embryonen von 4,5 mm Länge (XL 856) haben sich diese Zellen so außerordentlich vermehrt, dass sie ein dichteres Mesenchym bilden, als es sonst an irgend einer Stelle des embryonalen Körpers besteht (Taf. 28 Fig. 7 u. 8). Innerhalb der Mandibularbogen selbst aber giebt es wieder Localitäten, wo sie sich stärker anhäufen als an anderen. Solche Stellen sind die inneren Flächen des Ectoderms, besonders aber die entodermale Vorder- und Unterwand des Spritzlochsackes. An der letztgenannten Stelle, zwischen Spritzlocharterie und Darmwand liegen die Zellen schon so nah an einander, dass bei geringerer Vergrößerung kaum noch Zwischenräume zu sehen sind. Vergleicht man auf solchem Querschnitt die dorsale mit der ventralen Hälfte des Körpers, so zeigt die erstere zwischen Ectoderm, Medullarrohr und dorsaler Entodermwandung sehr locker angeordnete kleine Mesodermzellen, welche durch feine Ausläufer netzartig zusammenhängen; nur an der Stelle wo die ursprünglich vorhanden gewesenen Somite sich zu Mesenchym aufgelöst haben, also auf der Höhe der Chorda dorsalis, stehen die Zellen dichter, haben aber zugleich kleineren Umfang und kleinere Kerne. Die ventrale Hälfte, also der Querschnitt durch die Mandibularbogen, zeigt viel dichter gestellte, größere und abgerundetere Zellen, die zwar auch durch Plasmaausläufer mit einander verbunden erscheinen, welche aber weniger dünnen Fäden als matt gefärbten breiteren Platten ähneln und von den dorsal gelegenen Mesodermzellen durchaus verschieden erscheinen.

Dieser einfache Vermehrungsprocess dauert fort, und man findet auch bei Embryonen von 5, 6, 7 (XXXVIII 149) (Taf. 28 Fig. 9 u. 10) und 8 mm Länge keine wesentliche Veränderung außer einer allgemeinen Größenzunahme und entsprechenden Vermehrung der Mesenchymzellen. Freilich darf nicht unerwähnt bleiben, dass auch der Muskelschlauch des Mandibularbogens stark an Zellen zunimmt; aber, so viel ich sehen kann, werden von ihm keine Zellen in das umliegende Mesenchym abgestoßen, die starke Zunahme erstreckt sich nur auf die eigenen, allmählich immer stärker werdenden Wandungen, deren Dicke aus einer zu mehreren Zellschichten angewachsen ist; diese Zellen convergiren aber fast alle noch mit ihren Längsachsen auf den länglich gezogenen inneren Hohlraum des Schlauches. Die Zunahme der Zellen geschieht auf der dem inneren Hohlraum zugewendeten Seite: dort finden sich fast auf allen Schnitten vielfach Mitosen. Es ist auch nicht zu verkennen, dass allmählich eine Ungleichheit in der Stärke der inneren oder dorsaleren Wand des



Digitized by Google

Schlauches gegenüber der der äußeren oder ventralen zu erkennen ist: die erstere wird zusehends stärker. Eben so sieht man auch, dass der Arterienbogen Sprossen treibt, welche sich später zu unabhängigen Gefäßen gestalten, und schließlich kann man wahrnehmen, dass an der Außen- oder Unterseite des Muskelschlauches langsam der Nervus maxillaris herabzuwachsen beginnt — und zwar sieht man das frei hinabwachsende Ende immer in einiger Entfernung von den Zellen des Muskelschlauches zwischen den Mesenchymzellen verschwinden. Alles dieses aber hat keinen Antheil oder Einfluss auf die Mesenchymzellen, welche sich auf ihre eigene Hand weiter vermehren.

Ich breche an dieser Stelle die Darstellung der Mesenchymentwicklung in dem Mandibularbogen ab, will aber die des Glossopharyngeusbogens weiter verfolgen. Ich thue dies um den Complicationen aus dem Wege zu gehen, die die besonderen Verhältnisse des Mandibularbogens bieten, und weil die verticale Richtung des Glossopharyngeusbogens eine genauere Beschreibung an Horizontalschnitten ermöglicht, welche für den Bogen selber, besonders für den mittleren Theil als Querschnitte erscheinen.

Ich beginne mit einem Stadium von 4 mm Länge. In demselben erreichen die Kiemensäcke eben erst das Ectoderm, die Kiemenspalten sind also noch nicht durchgebrochen. Die Zellen der Ganglienleiste reichen noch nicht bis auf die dorsale Entodermwandung des Glossopharyngeusbogens hinab, der Innenraum desselben wird vielmehr einzig und allein von den Zellen der Seitenplatten eingenommen, die in unregelmäßiger Masse mehr dem Ento- als dem Ectoderm anliegen, dorsal von den schon in mesenchymatischer Auflösung begriffenen vordersten Occipitalsomiten herkommen und ventral in die Wandungen des Pericardialsackes übergehen. Weder von Blutgefäßen, noch von Nerven, noch von beginnenden Kiemenblättern ist eine Spur zu sehen (XXXVIII 146) (Taf. 29 Fig. 4 u. 5).

Bei einem zweiten, gleichfalls 4 mm langen Embryo (XXXVIII 147) reicht die Zellmasse der Ganglienleiste schon in den Glossopharyngeusbogen hinein: es liegen einige Klümpchen derselben bereits hinter dem noch nicht durchgebrochenen Kiemensack der Hyoidspalte, zwischen Ectoderm und Mesoderm der Seitenplatte.

Ein 5 mm langer Embryo (XXXVIII 137) zeigt dagegen Zellen der Ganglienleiste schon in der ganzen Circumferenz des Seitenplattenschlauches, vorwiegend freilich an der Außenseite, zwischen ihm und dem Ectoderm; aber auch an der Innenseite ist eine Schicht

Digitized by Google

Ganglienleistenzellen zu sehen, die aber so dicht an einander und so nahe bei dem Mesodermschlauch liegen, dass man kaum eine Grenze zwischen ihnen wahrnimmt (Taf. 29 Fig. 6). Bis hinab zur Einmündung des Seitenplattenschlauches in die Pericardiallamellen findet man jetzt Ganglienleistenelemente — dort ventral freilich nur vereinzelt. Den Arterienbogen sieht man nur auf den untersten ventralen Schnitten auf der Innenseite des Bogens, weiter dorsalwärts verstreicht er schon nach wenigen Schnitten und erscheint auch nicht in der Nähe der Aorta wieder.

In dem nächsten Stadium von 6 mm Länge (XXXVIII 138) besteht im Wesentlichen nur die Veränderung, dass der Arterienbogen weiter dorsalwärts hinaufgewachsen ist, freilich auch nicht als ein continuirliches Rohr, sondern nur mittels der seine Wandungen bildenden Zellen, die nur in Intervallen ein deutliches Lumen erkennen lassen. Bis zur Einmündung in die Aorten ist derselbe indess noch nicht gelangt. Seine ursprüngliche Lagerung ist auf der ventralen Partie innen vom Muskelschlauch, in der Mitte rückt er aber mehr auf die Hinterseite desselben. Die Kiemenspalten, welche den Glossopharyngeusbogen umgeben, sind jetzt durchgebrochen, und zugleich sieht man eine leichte Verdickung des Ecto-Entoderms an der Stelle der Hinterwand, wo beide in einander übergehen. An den Zellen des Muskelschlauches eben so wenig wie an den Mesenchymzellen ist irgend eine sichtbare Veränderung vorgegangen, außer ihrer Zunahme an Zahl (Taf. 29 Fig. 7).

Embryo XXXVIII 142 von 6,5 mm Länge zeigt als wichtigste Veränderung die beträchtliche Zunahme des Lumens des Arterienbogens, der zugleich mehr und mehr nach außen vorrückt und einen ovalen Querschnitt gewonnen hat. Diese Zunahme geschieht indessen nur erst auf der ventralen Hälfte des Bogens, die bisher allein angelegt war. Die dorsale Hälfte ist jetzt zwar auch angelegt, immerhin aber erst als ganz kleines Gefäß, welches indess seinen Zusammenhang mit der Aorta erlangt hat. Diese dorsale Anlage liegt wiederum auf der Innenseite des Muskelschlauches, und erst, wenn die Ausbildung der Gefäßschlingen für die Kiemenblättchen erfolgen soll, rückt der Gefäßstamm weiter nach außen. Ich betone diese Umlagerung, weil die Beurtheilung eines phylogenetischen Verhältnisses davon wesentlich beeinflusst worden ist, wie wir weiter unten sehen werden.

In Stadien von 7—9 mm Länge bestehen die Veränderungen im Wesentlichen in der Bildung von Kiemenblättchen, welche als

Digitized by Google

Ausstülpungen der äußeren Wandung des Bogens dem Andringen des nach außen sich erweiternden Gefäßes folgen. Wie indess diese Gefäßbildungen in ihren Einzelheiten sich vollziehen, soll hier nicht dargestellt werden. Obschon ich viele und interessante neue Beobachtungen den vor 18 Jahren gegebenen Beschreibungen hinzufügen könnte, will ich dafür doch eine andere Gelegenheit abwarten und mehr im Zusammenhang die ganze Phylogenie der Kopfgefäße erörtern: hier kommt es wesentlich darauf an, die Natur des Mesenchyms der Visceralbogen und die Formationen festzustellen, die aus ihm hervorgehen. Dazu gehören aber die Gefäße nicht.

Wichtig dagegen ist es, den Entwicklungsprocess des Muskelschlauches zu verfolgen, besonders im Hinblick auf die Frage, ob aus ihm Zellderivate sich dem Ganglienleistenmesenchym beimischen. Ich habe begreiflicher Weise nicht versäumt, in allen Phasen diese Entwicklung zu controlliren. Es ergiebt sich dabei, dass allerdings in Stadien zwischen 5 und 10 mm Länge die Bestimmtheit der Contouren dieser Schläuche auf ihrer entodermalen Peripherie mehrfach verloren geht, ja dass es oft den Eindruck macht, als nähme die proximale Partie des Muskelschlauches activen und sogar beträchtlichen Antheil an der Mesenchymbildung. Dieser Eindruck wird hervorgebracht durch das Verlorengehen oder Verwischtwerden des äußeren Contour der Schläuche, die in jenen Stadien gerade an dem proximalen Theile eine lebhaftere Vorbereitung zur Ausbreitung der Adductorpartie des gesammten Schlauches treffen. Da gerade auch in dieser Region die Unterbrechung des Muskelschlauches durch die Quercommissur und die ersten Spuren der Verdichtung des Mesenchyms zur Knorpelbildung stattfinden, so wäre es ja nicht unmöglich, das Verschwinden der Grenze zwischen Muskelschlauch und umgebendem Mesenchym so deuten zu wollen, dass eben eine Wucherung von Zellen des Schlauches selber hier stattfände, und dass gerade diese Zellen es seien, welche nachher zu Knorpelzellen werden. Indess muss man wohl, bei der Schwierigkeit durch directe Beobachtung die Zweifel zu zerstreuen, darauf hinweisen, dass die Knorpelstrahlen, welche etwas später als der eigentliche Knorpelbogen auftreten, durchaus nur in den Gebieten sich formiren, welche längst von Mesectoderm erfüllt sind, und dass die Strahlen nicht etwa durch Auswüchse des Bogens, sondern durch autochthone Verdichtung der Zellen und Angliederung an den Knorpelbogen entstehen. Und weiterhin lässt sich gerade durch die complicirteren Verhältnisse des Mandibularbogens erweisen, dass hier die gewaltigen

Digitized by Google

Knorpelmassen nur durch unmittelbare Verdichtung und Umwandlung des Mesectoderms entstehen; zumal da an dem Muskelschlauch des Mandibularbogens weder die Abtrennung eines besonderen proximalen Adductorabschnittes, noch auch eine beobachtbare Zellwucherung in die Erscheinung tritt, welche mit der Knorpelbildung in irgend welche Beziehung zu setzen wäre.

Verfolgt man die Entwicklung des Schlauches des Glossopharyngeusbogens, so zeigt er auch noch bei dem 9 mm Länge messenden Embryo keine Zunahme der Dicke seiner Wandungen (XXXVIII 117), wohl aber zieht er sich zu einem immer länger werdenden Oblong in der Richtung von rechts nach links resp. von außen nach innen aus. Von vorn nach hinten wird er dagegen immer schmaler, der Spalt, welcher seine vordere und hintere Wandung trennt, verstreicht in der Mitte, ja die vordere Wandung zeigt eine allmähliche Umlagerung ihrer Zellen, welche nicht mehr mit ihrem Längsdurchmesser radiär zu dem inneren Spalt- oder Hohlraum stehen, sondern mit ihm parallel gerichtet werden, sei es von oben nach unten oder auch von rechts nach links. Diese Veränderungen geschehen in der Mitte der Bogen, dorso-ventral gerechnet. Gelangt man gerade in die Mitte, so sieht man sogar noch andere Veränderungen: das innere Ende des Schlauches zeigt daselbst Tendenzen der Auflösung seiner Wandungen als compacte Lamellen, die Zellen brechen nach verschiedenen Richtungen aus dem geschlossenen Zusammenhang aus, ja einige Herde von ganz zu Grunde gehenden Mesodermzellen treten auf, so dass hier und da der Zusammenhang des einen Endes des Schlauches mit dem anderen unterbrochen zu werden und das innere Ende sich auflösen zu wollen scheint.

Bei Embryonen von 10—13 mm Länge geht in der That der Zusammenhang zwischen dem kleineren inneren und größeren äußeren Theil des Muskelschlauches verloren, und in die so entstandene Lücke schieben sich quer hindurch die Mesenchymzellen, mit ihnen gleichzeitig auch die erste Quercommissur der nun schon viel größer und complicirter gewordenen Kiemengefäße — Arterien sowohl wie Venen (Taf. 29 Fig. 8 u. 10). Was aber hier am meisten interessirt, ist die beobachtbare Thatsache, dass an dieser Stelle, wo die centrale Partie des Muskelschlauches, also des eigentlichen Mesoderms, sich auflöst, ohne dabei, so weit ich es constatiren konnte, anderen Antheil an der Mesenchymbildung zu nehmen, als histolytische Elemente in dasselbe abzustoßen, das bereits vor-

Digitized by Google

handene, von der Ganglienleiste herstammende Mesenchym sich in concentrischer Weise verdichtet. Diese Verdichtung erfolgt zunächst in der Umgebung der sich rasch zu bedeutender Stärke entwickelnden Quercommissur der Gefäße. Die inneren oder proximalen Theile des Muskelschlauches, welche sich schon vorher abgetrennt haben und aus den ursprünglichen Lamellen zu einer freieren Anordnung ihrer Zellen gelangt sind, bleiben in der Umgebung dieses sich verdichtenden Theiles der Mesenchymzellen, verbreitern sich mit ihm und werden in späteren Stadien zu demjenigen Theile der Visceralbogenmuskulatur, welcher als Adductor arcuum visceralium bekannt ist (Taf. 30 Fig. 1 *Add*). Die außen oder distal liegenden dagegen bilden das System der Constrictoren aus, wie ich schon in der 4. und 6. Studie in den Jahren 1884 und 1885 dargestellt habe, und liefern das Zellmaterial für das electrische Organ (Taf. 30 Fig. 1—4 *Constr*).

Wer mit der Entwicklungsgeschichte der Visceralbogen hinreichend bekannt ist, wird aus dem hier Mitgetheilten ohne Weiteres entnehmen, dass diese sich verdichtenden Mesenchymzellgruppen die ersten Andeutungen der späteren Kiemen- und Kieferknorpel (Taf. 30 Fig. 2—4 *Kn*) sind, deren weitere Anlage und Ausbildung von mir in der 4. und 7. Studie bereits dargestellt wurden, deren Ursprung aus dem Ganglienleisten-Zellmaterial aber damals noch nicht erkannt ward. Ob nun die Ganglienleiste die einzige ectodermale Localität ist, aus der das Mesenchym der Visceralbogen herstammt, ist freilich eine andere Frage: es ist keineswegs ausgeschlossen, dass auch andere Theile des Ectoderms sich an der Lieferung dieser Zellen betheiligen, so besonders die epibranchialen und lateralen Placoden. Es ist nicht ganz leicht, darüber Sicherheit zu gewinnen, da man die Derivate dieser Gebilde von denen der Ganglienleiste noch weniger unterscheiden kann, als etwa dem Mesenchym beigemischte Producte des eigentlichen Mesoderms. An der principiellen Bedeutung der Ableitung des Mesenchyms vom äußeren Keimblatt würde übrigens dadurch nichts geändert.

Ich stelle mich sonach in der Frage nach der Herkunft des Visceralskelettes durchaus auf den Boden der Anschauungen, die wir Miss Julia Platt verdanken, und adoptire ihren geschickt gewählten Ausdruck Mesectoderm für das in Rede stehende Zellmaterial. Es ist auch selbstverständlich, dass ich diesen Übertritt cum beneficio inventarii der gegen Miss Platt's Angaben gerichteten kritischen Aufsätze und Bemerkungen vornehme, mich also auch für

Digitized by Google

verpflichtet ansehe, dieselben nach Kräften zurückzuweisen. Dabei gereicht es mir zu besonderer Befriedigung, auf Äußerungen CORNING's hinweisen zu dürfen, welche sich in seinem oben citirten Aufsatz pag. 179 finden: »— ich beschränke mich auf die Besprechung der Funde von Miss PLATT, die sich auf Amphibien beziehen. Es sind derartigen Angaben, die in den letzten Jahren sehr häufig gegen die sogenannte Specifität der Keimblätter gemacht wurden, zweierlei Eigenschaften gemein. Erstens ihre Bestimmtheit, der jedoch, wie ich gleich bemerken will, bei Miss PLATT die Klarheit und Beweisfähigkeit der bildlichen Belege nicht entsprechen, und zweitens die Thatsache, dass sie sich auf Material stützen, das theils wegen der Schwierigkeiten der technischen Vorbereitung (Härtung, Färbung etc.), theils wegen der Feinheit oder sonstigen Eigenschaften der zelligen Elemente (z. B. Anfüllung der Zellen mit Dotterplättchen, bei *Petromyzon* und Amphibien) als ungünstig bezeichnet werden muss. Eine bestimmte Angabe über Entwicklungsvorgänge bei Selachiern, die von dem bisher Gesehenen und Angenommenen abweichen, erscheint mir glaubwürdiger, als eine ähnliche Angabe über Amphibien, da ich wohl annehmen darf, dass die Vorgänge bei Selachiern wegen der Größe der Elemente und ihrer für histologische Untersuchung günstigeren Beschaffenheit auch klarer und bestimmter zu sehen sind und auch eine klarere und bestimmtere Deutung zulassen, als dies z. B. bei Amphibien der Fall wäre. Man muss sich stets bei Bearbeitung eines ungünstigen Materials der Grenzen bewusst sein, welche der Beobachtung und in Folge dessen auch den Schlussfolgerungen gezogen sind. Der Vorwurf, dies unterlassen zu haben, trifft viele der neueren Abhandlungen über embryologische Gegenstände und ganz besonders auch, wie es mir scheinen will, manche der Arbeiten, welche gegen die Specifität des Mesoderms gerichtet sind.«

Die Übereinstimmung, welche in den hier niedergelegten allgemeineren Aussprüchen zwischen CORNING's und meinen eigenen Anschauungen besteht, lässt mich hoffen, dass CORNING die aus der Beobachtung der Selachierentwicklung nun gewonnenen Resultate eben so vorurtheilslos prüfen wird, wie ich sie angestellt habe, da ich, wie schon früher bemerkt, an die Untersuchung keinenfalls als voreingenommener Parteigänger der PLATT'schen Anschauungen über das Mesectoderm heranging. Von den Schwierigkeiten, welche CORNING mit Recht als dem Amphibienmaterial inhärirend ansieht, sind die Selachier frei, und so erlauben sie über die Beziehungen der Ganglienleiste zu den Placoden sowohl wie zu dem Binde-

Digitized by Google

gewebe der Visceralbogen zuverlässige Beobachtungen, welche nach meinen Wahrnehmungen nicht mit den von CORNING pag. 224 ff. gehegten, sondern mit den von ihm verworfenen Auffassungen von Miss PLATT stimmen. Sollte CORNING meine hier gemachten Angaben an irgend einem Selachier nachprüfen — ich empfehle *Torpedo ocellata* als leicht zugängliches Material — und dann nochmals die Bilder durchmustern, welche er von *Rana esculenta* gegeben hat — z. B. l. c. Taf. 10 Fig. 22 — so wird er es vielleicht leichter finden, sich den Anschauungen von Miss PLATT anzuschließen. Die bestimmte Erklärung von Miss PLATT, welche auch CORNING wörtlich citirt: »I know the Mesectoderm of *Necturus* to be of ectodermic origin, because I have carefully followed the tissue from its origin, tracing the development through slight degrees of growth, in embryo after embryo, from the very beginning, until the stage now described«, mag ja an sich keine objective Beweiskraft besitzen, aber ich verstehe sie durchaus als Ausdruck der persönlichen Sicherheit, die Miss PLATT erlangt hatte, und könnte sie heute ohne Zögern auch in meinem Namen mit Bezug auf die Selachier abgeben.

Auf ganz anderem Boden steht aber eine Betrachtung, welche CORNING anstellt (l. c. pag. 227): »Ich habe noch einen Einwurf gegen die von Miss PLATT versuchte Ableitung des Stützgewebes der Kiemenbogen aus dem Ectoderm geltend zu machen. Er bezieht sich auf Folgendes: Am Rumpfe ist die Kopfganglienleiste in ihrer Fortsetzung als Spinalganglienleiste zu verfolgen, man würde also wohl, wenn man den Anschauungen von Miss PLATT zustimmte, fragen müssen, ob diese Spinalganglienleiste sich irgendwie an der Bildung des Mesoderms im Bereiche des Rumpfes betheilige. Das ist meines Wissens noch von Niemandem behauptet worden. Axiales Bindegewebe entsteht, wie das jetzt allgemein zugegeben wird, aus den Sclerotomdivertikeln oder Wucherungen der Urwirbel, daneben betheiligt sich das unsegmentirte Mesoderm des Rumpfes an der Bildung von Bindegewebe und liefert außerdem die Muskulatur des Darmes und des Herzens. Das Kopfmesoderm hängt nun continuirlich mit dem unsegmentirten Mesoderm des Rumpfes zusammen, und es existirt durchaus kein Grund, anzunehmen, dass dieses Kopfmesoderm eine Bildung sui generis sei, welches sich in Bezug auf die Entstehung von bindegeweblichen Elementen anders verhalte, als das unsegmentirte Mesoderm des Rumpfes; es wäre sogar unmöglich, die Grenze zwischen beiden festzusetzen. Eine gewisse Einheit muss in der Entwicklung der Gewebe oder der Organe vorhanden

Digitized by Google

sein, und schon aus diesem Grunde wird man dem Versuch von Miss PLATT, einen Theil des Kopfmesoderms vom Ectoderm abzuleiten, während erwiesenermaßen das ganze Mesoderm des Rumpfes sich durch Auswachsen von der Wandung des Urdarmes bildet, ein gewisses Misstrauen entgegensetzen.«

Hier handelt es sich nicht um Kritik thatsächlich angestellter Beobachtungen, sondern um rein theoretische Einwürfe, welche bei zweifelhafter Deutung schwieriger Beobachtungen allerdings einen berechtigten Einfluss auf Annahme oder Verwerfung solcher Deutungen auszuüben im Stande sind. Es leuchtet ein, dass CORNING a priori überzeugt ist, die Ganglienleiste sei vom Kopf bis zum Schwanze ein einheitliches und gleichartiges Gebilde, welchem desshalb auch potentia dieselben Bildungen zugeschrieben werden müssten. Ich bin im Grunde genau derselben Überzeugung, habe desshalb auch zum Ausgangspunkt dieser Darlegungen die Zurückweisung der FRORIEP'schen Auffassung von der Existenz zweier unterschiedener Ganglienleisten, einer Kopf- und einer Rumpfleiste, genommen. Schon auf pag. 581 betonte ich indess, dass ich trotz bestimmtester Ablehnung einer Doctrin, die einen von Anfang an bestehenden Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf festhält, dennoch einen größeren factischen Unterschied zwischen dem Kopftheil der Ganglienleiste und dem Rumpftheile annehme, als z. B. FRORIEP ihn gefunden zu haben glaubte. Und diesen Unterschied suche ich gerade darin, dass die Kopfganglienleiste außer peripherischen Ganglien und Nerven auch noch Knorpel und ähnliche Producte »bindegewebiger« Natur aus sich hervorgehen lässt, was, so weit bisherige Erfahrung reicht, bei der Rumpfganglienleiste nicht der Fall ist; denn Wirbelknorpel und Rippenknorpel gehen ohne Zweifel aus den Wucherungen der sog. Urwirbelsclerotome hervor, während man die Knorpel der paarigen Flossen, Schulter- und Beckengürtel eingeschlossen, wohl mit Recht von den Wucherungen der parietalen Cölomwandung ableitet; ob die Knorpelstäbe der unpaaren Flossen eine andere Provenienz aufweisen können, ob besonders auch gewisse Hautknochen nach KLAATSCH'scher Auffassung auf ectodermatischen Ursprung zurückzuführen sind, möge hier einstweilen unentschieden bleiben. Soll nun für das knorplige Skelett der gesammten Visceralbogen die Kopfganglienleiste den Mutterboden bilden, so bestände in der That ein großer Unterschied zwischen Kopf- und Rumpftheil der Ganglienleiste — und es könnte scheinen, dass FRORIEP's Doctrin von einem ursprünglichen Gegensatz dieser beiden

Digitized by Google

Körpertheile stärkere Grundlagen besäße, als er selbst vielleicht bisher anzunehmen geneigt war. Wie FRORIEP über die Frage des »Mesectoderms« denkt, weiß ich nicht: es sind mir seinerseits keine anderen, als nur referirende Äußerungen darüber zu Gesicht gekommen in den »Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte« 3. Band, 1893. In dem Aufsatze, den ich oben besprochen habe, ist diese Frage nicht berührt worden; sicherlich wird FRORIEP für diese Reserve seine guten Gründe gehabt und vielleicht für die von ihm verheißenen weiteren Mittheilungen auch diese Erörterungen aufgespart haben.

In der That kann man CORNING nicht Unrecht geben, dass er die schweren Bedenken hervorhebt, welche die Annahme einer Betheiligung des Ectoderms an der Bildung bindegewebiger Structuren hervorrufen muss. Nicht bloß, was ja sofort einleuchtet und von fast allen an der Discussion dieser Frage betheiligten Autoren hervorgehoben wird, erleidet die Keimblatttheorie, wenigstens in ihrer strengen Form, einen beträchtlichen Stoß — auch eine große Anzahl der bisher geltenden phylogenetischen Anschauungen, zumal die auf vergleichend-anatomischer Grundlage basirenden, müssten im Fundament erschüttert werden, wenn definitiv feststünde, dass die Knorpel der Visceralbogen ectodermatischer Herkunft seien. Wenn die Visceralknorpel ursprünglich nach GEGENBAUR's Doctrinen »abgegliederte untere Bögen« sein, ihre gelegentlichen Berührungen und Gelenkverbindungen mit dem Schädel aber beweisen sollten, dass dies als Urzustand, die völlige Unabhängigkeit der Knorpel aber als abgeleitet anzusehen sei, so müssten die entwicklungsgeschichtlichen Argumente in noch viel höherem Maße als quantité négligeable betrachtet werden, als die von mir in der 21. Studie gekennzeichneten Tendenzen GEGENBAUR's und FÜRBRINGER's es schon jetzt behaupten. Derivate mesodermaler Sclerotome können nun und nimmermehr homolog oder homodynam mit Derivaten der ectodermalen Ganglienleiste sein, so lange Gleichheit und Gleichartigkeit des Ursprunges, also Homogenie, als Fundament der Homologiebestimmung angesehen wird. Dass die Rippen von den Wirbelkörpern »abgegliedert« seien, ist bekanntlich nur eine auf dogmatischem Boden erwachsene Behauptung der GEGENBAUR'schen Schule: die Ontogenie liefert hinreichende Gründe für die Annahme des Gegentheils. Dass die Kiefer- und Kiemenknorpel ontogenetisch eben so wenig im Zusammenhang mit dem Schädelknorpel entstehen, ist gleichfalls festgestellt — wesshalb diese beiden Gebilde trotzdem und mit

Digitized by Google

Gewalt zu »Abgliederungen« gemacht werden sollen, ist gar nicht abzusehen; die darauf gerichteten Argumentationen, wie sie noch in GEGENBAUR's letztem großen Werke, der Vergl. Anatomie der Wirbelthiere 1. Bd. pag. 416 u. 417, gefunden werden, sind denn auch von logisch-dialectisch sehr anfechtbarem Werthe[1]. Stellt sich nun aber noch heraus, dass die eine Kategorie dieser beiden für homodynam angesehenen Formationen vom Ectoderm, die andere vom typischen Mesoderm herkommt, so sollte die auf vergleichend-anatomischem Schematismus reinsten Wassers beruhende Vorstellung von einer Homodynamie der unteren Bogen, Rippen und Visceralknorpelbogen nachgerade in den wohlverdienten Ruhestand versetzt und darin dauernd belassen bleiben.

Aber die mesectodermatische Natur der Kiemen- und Kieferbogen hat noch weitere unangenehme Consequenzen für die bisherigen morphologischen Doctrinen. Das Schoßkind dieser Doctrinen ist bekanntlich die GEGENBAUR'sche Archipterygiumtheorie, welche durch FÜRBRINGER u. A. neuerdings wieder als ein besonderes Meisterstück vergleichend-anatomischer Combinationskunst angepriesen ward. Ihr zufolge sollen bekanntlich Schulter- und Beckengürtel umgewandelte Kiemenbogen darstellen, die Flossenstrahlen mit den Kiemenstrahlen identisch sein. Nach dem Satze, wenn zwei Größen einer dritten gleich sind, müssten also auch die Extremitätengürtel den Rippen homodynam sein und abgegliederte untere Bogenstücke vorstellen. Die Extremitätenknorpel entstehen nun aber in einem Blastem, das aus Mesenchymproducten der parietalen Lamelle der Cölomwandungen hervorgeht; dadurch wird also eine von den Ursprungsquellen der Rippe sowohl wie der Visceralbogen unterschiedene dritte Ursprungslocalität eingeführt. Man wäre also gezwungen, einen neuen Wechsel auf die Leistungskraft der Cänogenese zu ziehen, um annehmbar zu machen, dass Schultergürtel und Beckengürtel zwar ursprünglich auch Producte der Kopfganglienleiste gewesen seien, dass aber im Laufe der ungezählten Generationen vielleicht durch »Substitution« aus der Cölomlamelle stammende Zellen die Abkömmlinge der Ganglienleiste verdrängt und sich an ihre Stelle gesetzt hätten. Wie man eine solche »Substitution« glaubhaft oder dann gar zwingend erscheinen lassen will, ist mir unerfindlich; — kann man das aber nicht, so vermag kein

[1] Auf dieselben näher einzugehen wird bei anderer Gelegenheit erforderlich werden.

Digitized by Google

Hinweis auf die Insertion des Trapezius oder irgend welches anderen Muskels die Archipterygiumtheorie von dem buchstäblichen »peccatum originis« zu befreien, das in der verschiedenen Herkunft der Knorpelzellen der Extremitäten von demjenigen der Knorpelzellen der Kiemenbogen liegt und sie daran für immer zu Grunde gehen lässt. (Siehe den Nachtrag auf pag. 627 ff.)

Aus all diesen Gründen stellt die Eigenschaft der Kopfganglienleiste, eine solche Fülle von Zellen herzugeben, um daraus einen so beträchtlichen Organcomplex herzustellen, wie ihn das Visceralbogenskelett repräsentirt, einen stärkeren Gegensatz gegenüber der Rumpfganglienleiste dar, als die von FRORIEP behaupteten, aber, wie ich gezeigt zu haben glaube, nicht bewiesenen Unterschiede in der Verbindung mit dem Medullarrohr und die angenommene Übereinanderschiebung und Durchbrechung. FRORIEP könnte also, wie ich schon oben hervorhob, auf diese Eigenschaft der Kopfganglienleiste gestützt, mit wesentlich bündigerer Schlussfolgerung von einem uranfänglichen Unterschiede, d. h. genetischer Differenz des Kopfes zum Rumpfe sprechen.

Ein Unterschied ist schwerlich in Abrede zu stellen, aber was beweist er? Das Vorhandensein des Visceralbogenapparates ist sicherlich kein uranfängliches morphologisches Ereignis in der Geschichte des Wirbelthierkörpers, denn ehe es zur Knorpelbildung kommen konnte, mussten Muskeln in Thätigkeit treten, welche direct oder indirect die Knorpel hervorriefen; diese Muskeln mussten, falls sie nicht der Fortbewegung im Wasser, sei es schwimmend oder kriechend, dienten, irgend einer vegetativen Function dienstbar sein, indem sie die Nahrungsaufnahme oder Athmung erleichterten. Die Ontogenie lehrt, dass die Visceralmuskeln Differenzirungen der Cölomwandungen sind, aus denen auch die Herzmuskulatur und die Darmmuskeln hervorgehen. Letztere beiden Formationen haben keinen Antheil an mesectodermatischen Knorpelbildungen, sie werden aber schon zu einer Zeit bestanden haben, wo auch die vordersten Abschnitte der Cölomwandungen keine Stützpunkte an ectodermatischen Knorpeln fanden. Man muss also wohl ein Stadium der Phylogenese voraussetzen, wo die Visceralmuskulatur eben so wie die Herz- und Darmmuskulatur ohne specifische Skelettgebilde existirte und operirte. Wie soll, nach den Anschauungen FRORIEP's oder nach denen GEGENBAUR's und FÜRBRINGER's und der ganzen mit ihnen einverstandenen Morphologenschule, der Körper des Urwirbelthieres ausgesehen haben, wenn, nach ihrer Theorie, der Kopf der

Digitized by Google

cranioten Wirbelthiere aus zwei differenten, secundär verschmelzenden Bestandtheilen, dem kiemenbogentragenden »cerebralen« und dem aus Urwirbeln bestehenden »spinalen« bestanden haben soll? Was aber berechtigt dazu, Kiemenbogen und Urwirbel als Gegensätze hinzustellen, die einander ausschließen? FRORIEP sagt, er sei zu einer solchen Auffassung geführt »einmal durch die Erkenntnis der fundamentalen Verschiedenheit der den beiden Abschnitten zugehörigen Nervencomplexe, des Glossopharyngeo-Vago-Accessorius einerseits, der occipitalen Spinalnerven andererseits, sodann durch die Beobachtung, dass diese beiden Complexe da, wo sie in Berührung mit einander treten, Reductionen erleiden, die im Laufe der Ontogenese verfolgbar sind«. Was besagt der Ausdruck »fundamentale Verschiedenheit der Nervencomplexe«? Soll er bedeuten, dass beiden Nervencomplexen keine genetisch gemeinsame Grundlage zukommen könne oder zugekommen sei? Das scheint FRORIEP allerdings zu glauben, und er bemüht sich desshalb, den Nachweis zu führen, dass die Ganglienleiste des Kopfes anders entstünde als die des Rumpfes. Er ist aber, wie ich zu beweisen gesucht habe, einer Täuschung verfallen, wenn er in dem Ursprung der Ganglienleiste des Kopfes und des Rumpfes irgend welche fundamentalen Unterschiede bemerken zu können glaubt. In ihrer Entstehung gleichen sie sich durchaus: es ist nur ein quantitativer Unterschied wahrzunehmen, und der braucht durchaus nicht fundamental zu sein. Nun gebe ich — und mit mir wohl auch Miss PLATT — zu, dass die Bildung von Mesectoderm, so weit unsere bisherige Kenntnis reicht, nur im Kopftheil der Ganglienleiste stattfinde, aber dies bedeutet einstweilen nur, dass ein factischer Unterschied zwischen Kopf- und Rumpftheil der Ganglienleiste constatirt werden kann in so weit, als aus gewissen, allerdings beträchtlichen Zellderivaten der Kopfganglienleiste dauernde, sehr beträchtliche und noch dazu bisher für streng mesodermatisch angesehene Gebilde hervorgehen, während ihnen gleiche aus der Rumpfganglienleiste hervorgehende bisher nicht nachgewiesen werden konnten. Ob aber in der Rumpfganglienleiste, sei es noch gegenwärtig oder sei es in der Vergangenheit, keinerlei homologe Zellgruppen bestehen oder bestanden haben, aus denen früher ähnliche mesectodermatische Gebilde hervorgingen, ist nicht ohne Weiteres zu präjudiciren, zumal da eine Menge Componenten derselben nachweislich zu Grunde gehen — z. B. all die Zellen, welche die ursprünglichen Verbindungsbogen zwischen den sich anlegenden dorsalen Spinalnerven bilden und

Digitized by Google

diejenigen, welche auf der Verschlussplatte des Medullardaches liegen bleiben und mit den ROHON'schen Zellen der Auflösung verfallen. Da wir erst beim allerersten Anfang richtiger Einsicht in den Bau und die Zusammensetzung der Ganglienleiste stehen und uns möglicher Weise noch ähnliche Überraschungen bevorstehen, wie der freilich nur theilweise richtige GORONOWITSCH'sche Nachweis der ectoblastogenen Natur des Visceralbogenmesenchyms und die völlig richtige PLATT'sche Ableitung der Visceralknorpel aus Ganglienleistenzellen, so brauchen wir noch keineswegs darauf zu verzichten, einen Ausgleich der neuen Thatsachen mit den herkömmlichen principiellen Annahmen zu finden.

Wenn aber FRORIEP die Reductionen, die einerseits der Glossopharyngeus-Vago-Accessorius, andererseits die occipitalen Spinalnerven da, wo sie in denselben Metameren gefunden werden, erleiden, nur durch die Annahme einer genetischen Differenz beider Complexe erklären zu können glaubt, weil dieselben »nur als Einschmelzung der Grenzzonen solcher differenter Körperbestandtheile einigermaßen verständlich werden«, so vermag ich den Zwang, der in diesem Argument liegen soll, nicht einzusehen. Was soll unter dem Ausdruck »Einschmelzen der Grenzzonen« verstanden werden? Betreffen die in Rede stehenden Reductionen denn nachweislich ganze Segmente mit all ihren Componenten oder beziehen sie sich nur auf einzelne Organe oder Organcomplexe, während andere Organe bestehen bleiben oder Umformungen durchmachen, welche ihre Existenz nicht aufheben? Ich habe diese Frage schon in der 21. Studie den FÜRBRINGER'schen sehr positiv klingenden Versicherungen gegenübergestellt: ich sehe auch jetzt keinen Grund, meine Skepsis diesen Versicherungen gegenüber aufzugeben. Dass a priori die Möglichkeit bestehe, in der Vagus-Accessorius-Region und zwischen den spinalen Occipitalnerven einige ausgefallene Segmente anzunehmen, die keine Spur ihrer Existenz hinterlassen haben, will ich durchaus nicht bestreiten, aber diese selbe Möglichkeit besteht an allen übrigen Localitäten des Körpers in demselben Maße — es fällt uns aber nicht ein, eine solche Möglichkeit ohne zwingenden Grund zu erörtern. Und gerade einen »zwingenden« Grund zu dieser Annahme in der Occipitalregion vermisse ich, wie früher bei der Discussion der GEGENBAUR-FÜRBRINGER'schen Anschauungen, so jetzt bei denen FRORIEP's. FRORIEP selbst erklärt auch freimüthig, »der eigentliche Ausgangspunkt dieser Reductionen sei ihm verborgen geblieben. In frühen Stadien schien eine scharfe Grenze nicht vorhanden, im

Digitized by Google

Gegentheil sprach die BALFOUR'sche Commissur zwischen der Ganglienanlage des Vagus und derjenigen der Spinalganglien laut und entschieden für die primitive Einheit beider Complexe, und ich gestehe, dass das Vorhandensein dieser Commissur mich während einer Reihe von Jahren an der Richtigkeit meiner Auffassung irre gemacht und von der weiteren Verfolgung des Kopfproblems, als einer aussichtslosen Unternehmung abgeschreckt hat.«

Erst durch den vermeintlichen Fund des Hinübergreifens einer besonderen Kopfganglienleiste über die von ihr von Anfang an getrennte Rumpfganglienleiste glaubt FRORIEP sich berechtigt, von Neuem für seine Theorie einzutreten. Dabei bleibt es »freilich eine complicirte Frage, welche Motive die treibenden seien« (nämlich bei dem Ineinanderschieben der Kiemenbogentheile und des angrenzenden Abschnittes der Urwirbelsäule). »Dieselbe braucht hier aber vorläufig nicht gestellt zu werden.« Wäre die Feststellung und die Deutung der betreffenden thatsächlichen Befunde wirklich eine so leichte, sichere und klare, wie sie es nach meiner Überzeugung durchaus nicht ist, so bliebe immerhin der Versuch, auch über die physiologischen Motive dieser morphologischen Verwicklungen so weit als möglich ins Klare zu kommen, nicht nur sehr werthvoll, sondern eine wesentliche Ergänzung jeder auf rein morphologische Beobachtungen oder Annahmen gestützten Deutung, deren etwa vorhandene Unzuträglichkeiten dabei gerade in die Augen fallen dürften. Ich kann desshalb auch meine auf physiologische Betrachtungen sich stützenden Bedenken über die von FRORIEP vorgeschlagene Auffassung nicht unterdrücken; denn, wenn es bei ihm heißt: »ersichtlich ist der Nutzen: eine Zusammendrängung der beiden Organcomplexe auf engeren Raum«, so scheint mir diese Vorstellung etwas sehr anthropomorphisch-teleologisch, eben so wie die darauf folgende: »in dem Concurrenzkampfe der beiderlei Nervencomplexe erweist sich die Ganglienleiste des Kopfes als die kräftigere, welche in festem, zielsicherem Vorgehen, wenn auch schließlich nicht ohne eigene Verluste, eine lange Reihe von Rumpfgliedern und eine noch längere von spinalen Ganglien niederwirft und der Vernichtung entgegenführt«. Gewiss ist diese Ausdrucksweise nicht buchstäblich zu nehmen: die Ganglienleiste ist kein »Organ« und spielt als solche überhaupt keine Rolle im Selachier-Organismus, welche sich etwa auf gleiches Niveau mit dem »Branchial-Apparat« oder dem »Locomotionsapparat« etc. stellen ließe; nach den von KASTSCHENKO,



Digitized by Google

Goronowitsch, Miss Platt und mir hier gegebenen Aufklärungen beruht die größere Kraft — wenn dieser Ausdruck überhaupt zulässig ist — der Kopfganglienleiste größtentheils eben auf der Lieferung der mesectodermatischen Elemente und hängt zusammen mit Umfang und Ausdehnung des knorpligen Branchial-Apparates, wodurch die dorsal und besonders central gelegenen Körpergegenden eine entsprechende Reduction der hier ursprünglich gegebenen Einrichtungen erleiden. Es ist von entscheidender Wichtigkeit, wie man sich die ursprünglichen Zustände dieser occipitalen Region vorstellt und in welcher Reihenfolge und mit welchen correlativen Einflüssen man die theils progressiv, theils reductiv verlaufenen Vorgänge auftreten und sich abspielen lässt. Aber da die Occipitalregion keine Sonderstellung im Vertebratenkörper einnimmt, vielmehr von Umgestaltungen anderer Körpertheile correlativ mitbetroffen wird und auf sie umgestaltend einwirkt, so lässt sich auch nicht aus ihr allein — also auch nicht aus den auf sie allein gerichteten, vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Untersuchungen — ein erschöpfendes oder auch nur annähernd richtiges Bild ihrer phylogenetischen Vergangenheit gewinnen. Jede eingreifendere, an anderen Körpertheilen oder Regionen gewonnene Einsicht wird ihres Einflusses auf die Gestaltung unserer Auffassung dieser Vergangenheit sicher sein dürfen, wesshalb es auch von größter Bedeutung für die hier behandelten Probleme sein wird, definitiv festzustellen, dass der Kopftheil der Ganglienleiste die Materialien zu einem so fundamental wichtigen Apparat hergiebt, wie das ganze Kiemen- und Kiefergerüst es darstellt, der Rumpftheil aber nicht. Die unmittelbar sich aufdrängende Frage lautet dann naturgemäß: ist dieser Unterschied ein primitiver oder ist er ein erst durch allmähliche Differenzirung zu Stande gekommener? Hat die Kopfganglienleiste sich eines besonderen Abschnittes des Ectoderms bemächtigt, aus welchem in früheren Zeiten der Branchialknorpelapparat hervorging, welcher in aller Vergangenheit immer nur am Kopfe bestand, oder ist ein ähnlicher Bestandtheil auch der Rumpfganglienleiste früher eigen gewesen und nur allmählich im Laufe ungezählter Jahrtausende auf den Kopftheil eingeschränkt worden, nachdem die etwa auch am Rumpfe früher vorhanden gewesenen branchialen Einrichtungen — welcher Art und primitiven Gestaltung auch immer — zu Gunsten eines localisirten, aber höher ausgebildeten und mächtiger entfalteten Branchialapparates erst rückgebildet und dann völlig, auch aus der Ontogenese.

Digitized by Google

ausgemerzt wurden[1]? Es würde unter diesem Gesichtswinkel von großer Wichtigkeit sein, nachzuforschen, ob keine Spur mesectodermatischer Zellen mehr an irgend einer Stelle der Rumpfganglienleiste nachgewiesen werden kann, zugleich aber auch zu versuchen, die gewebliche Natur dieser Zellen der Kopfganglienleiste in ihrer Differenz gegenüber den aus gleicher Quelle fließenden Ganglien- und Nervenzellen festzustellen — was bisher von keinem der die Bildung des Mesectoderms schildernden Forscher unternommen worden ist und wahrscheinlich große Schwierigkeiten haben wird. Es wird ferner sehr wichtig werden, möglichst genau die Schicksale aller der Zellen zu erforschen, welche im Rumpf aus dem Medullardach hervorgehen, sei es, dass sie an dieser Stelle liegen bleiben und zu jenen großen Ganglienzellen sich umwandeln, welche als ROHON'sche oder Hinterzellen bekannt und bereits eingehend aber nicht erschöpfend von BEARD behandelt sind, sei es, dass sie in den Verband der Ganglienleiste selbst übergehen, ohne zur Herstellung von Ganglienzellen oder SCHWANN'schen Zellen benutzt zu werden — falls es solche Elemente in der Rumpfganglienleiste wirklich giebt.

Auf der anderen Seite ist es einleuchtend, von welcher Tragweite die weitere Erforschung des Branchialknorpelapparates sein muss, nachdem nun festgestellt ist, dass derselbe durch seine ectodermale Abstammung aus all den morphologischen Beziehungen heraustritt, in die ihn die bisherigen, auf vergleichend-anatomischer Basis ruhenden Anschauungen hineingezwängt hatten. Ich habe oben schon betont, dass die GEGENBAUR'schen Lehren, die schließlich nur eine Fortsetzung CUVIER'scher Doctrinen waren, von der Homodynamie der Visceralbogen mit den Rippen und unteren Wirbelbogen durch diesen Nachweis noch weiter erschüttert werden. Ich habe gleichfalls darauf hingewiesen, dass die Archipterygiumtheorie, der zufolge Schulter- und Beckengürtel serial homolog mit den Kiemenbögen sein sollten, durch diese Ursprungsverschiedenheit noch stärker abgewiesen wird, als schon durch alle früher gegen sie gerichteten, bisher keineswegs entkräfteten Argumente — es bleibt mir aber noch übrig, ein Verhältnis zu berühren, das gleichfalls von beträchtlicher, phylogenetischer Tragweite ist, und für welches der Nachweis des ectodermalen Ursprungs der Visceralknorpel ebenfalls von großer

[1] Etwa ähnlich wie, meiner Anschauung zufolge, die aber hier nicht näher begründet werden soll, die paarigen Flossen bei den Cyclostomen völlig unterdrückt worden sind.



Digitized by Google

Bedeutung ist. Ich knüpfe dabei an Erörterungen an, die sich schon in der 4. Studie (Mitth. Z. Stat. 5. Bd. 1884 p. 120—134) vorfinden, wo es sich darum handelte, die auf RATHKE'sche Präcedenz zurückzuführende Homologisirung des Cyclostomenkiemenkorbes mit den sog. äußeren Kiemenbogen der Selachier zu bekämpfen[1]. Ich wies damals diese Homologisirung zurück, gestützt auf die ontogenetische Untersuchung beider Gruppen, suchte zugleich aber festzustellen, es sei überhaupt ein Unding, das Kiemenskelett der Cyclostomen als ein äußeres im Gegensatz zu dem der Selachier als einem inneren aufzufassen: beide Skelettapparate seien ihrer Grundlage nach durchaus homolog und nur durch secundäre Einflüsse in ihrer verschiedenen Lagerung gegenüber den Muskeln, Kiemengefäßen und Kiemenblättchen beeinflusst worden. Und getreu meiner Grundanschauung von dem phylogenetischen Verhältnis der Cyclostomen zu den Gnathostomen suchte ich die Lage des Kiemenkorbes der ersteren als das Spätere gegenüber dem bei den Selachiern vorhandenen Ursprünglicheren zu begründen.

Diese Darlegungen fanden ausführliche Würdigung durch KUPFFER unter dem Titel: Über die Entwicklung des Kiemenskelettes von *Ammocoetes* und die organogene Bestimmung des Exoderms (Verh. Anat. Ges. 9. Vers. 1895 pag. 105—122). KUPFFER an-

---

[1] Für wie entscheidend diese Homologie damals gehalten ward, und wie wichtig es sein musste, festzustellen, ob sie zu Recht bestand, kann man aus folgenden Worten in HAECKEL's Anthropogenie 3. Aufl. (1877) pag. 464 entnehmen: »Um den Stammbaum unseres Geschlechts innerhalb des Wirbelthierstammes richtig zu verstehen, ist es von großer Bedeutung, die maßgebenden Charaktere fest im Auge zu behalten, welche die Fische und die sämmtlichen anderen Paarnasen von den Unpaarnasen und den Schädellosen trennen ... Als solche systematisch-anatomischen Charaktere von höchster Bedeutung müssen namentlich folgende Eigenschaften der Amphirhinen oder Gnathostomen hervorgehoben werden: 1) die paarige Nasenbildung, 2) der innere Kiemenbogenapparat, 3) die Schwimmblase oder Lunge und 4) die beiden Beinpaare.« Und weiter auf pag. 465: »Nicht minder wichtig ist die höhere Ausbildung des Kiemenbogengerüstes und des damit zusammenhängenden Kieferapparates, die wir bei allen Paarnasen von den Fischen bis zum Menschen hinauf antreffen. Allerdings ist die uralte, schon bei den Ascidien vorhandene Umbildung des Vorderdarms zum Kiemendarm ursprünglich bei allen Wirbelthieren auf dieselbe einfache Grundlage zurückzuführen, und ganz charakteristisch sind in dieser Beziehung die Kiemenspalten ..., allein das äußere Kiemengerüst, welches bei den Schädellosen und Unpaarnasen den Kiemenkorb stützt, wird bei sämmtlichen Paarnasen durch ein inneres Kiemengerüst verdrängt, das an des ersteren Stelle tritt. ... Das vorderste dieser Kiemenbogenpaare gestaltet sich zum Kieferbogen, aus dem unser Oberkiefer und Unterkiefer entstanden ist.«

Digitized by Google

erkannte die Tragweite meiner Argumente besonders auch mit Bezug auf die von BALFOUR betonte Kieferlosigkeit der Cyclostomen[1] und suchte zwischen den entgegengesetzten Auffassungen zu entscheiden; sein Ausspruch erfolgte zu Gunsten der RATHKE-GEGENBAUR-BALFOUR'schen Auffassung und zu Ungunsten der von mir verfochtenen völligen Homologie des Knorpelgerüstes des *Ammocoetes* und der Selachier. Den Hauptgrund für diese Entscheidung fand KUPFFER in der durch seine Untersuchungen festgestellten Thatsache, dass die Kiemenknorpel von *Ammocoetes* exodermaler Herkunft seien, da sie »nicht innerhalb der mesodermalen Kiemenbögen entständen, auch nicht aus abgegliederten Zellen derselben, sondern aus und innerhalb einer epithelartigen Zellenlage sich bilden, welche wie eine Grundschicht der Epidermis durch die ganze Kiemenregion continuirlich sich erstreckt, der Branchiodermis«. Auf den Ursprung dieser merkwürdigen Schicht, welche wohl keinem der früheren Beobachter der *Petromyzon*-Ontogenese ganz fremd geblieben sein dürfte, hatte KUPFFER schon früher hingewiesen, in der Meinung, von ihr leitete sich ein Theil der Kopfnerven ab, wesshalb er sie Neurodermis nannte. In dem oben erwähnten Vortrage auf dem Anatomencongress in Basel corrigirt er diese Vorstellungen und sagt (l. c. pag. 110): »Diese Schicht findet sich in der ganzen Ausdehnung der Branchialregion, vom Auge an bis zum Oesophagus, und zwar nur an der ventralen Seite. Sie erscheint auf den ersten Blick wie eine zweite tiefere Epidermislage, wie eine Grundschicht. Die Zellen sind überwiegend cylindrisch und stehen senkrecht zur Oberfläche, aber es fehlt ihnen der enge epitheliale Verband unter sich und mit den Zellen der Epidermis. — In Berücksichtigung dessen, dass das Auftreten dieser Schicht mit dem Beginn der Entwicklung der branchialen Nerven zusammenfällt und Elemente derselben sich an der Nervenentwicklung betheiligen, hatte ich sie als

[1] Die von RATHKE, CUVIER bis auf GEGENBAUR verfochtene Ansicht von der Heterogenie des äußeren und des inneren Kiemenskelettes bemächtigte sich BALFOUR's, so dass er auf sie seine Hypothese der größeren Ursprünglichkeit eines Saugmauls gegenüber dem Beißmaul gründete. Seine Argumentation war die folgende: die Kiefer sind homolog den Kiemenbögen der Gnathostomen; das äußere Kiemenskelett der Cyclostomen ist nicht homolog den Kiemenbögen der Gnathostomen — folglich braucht die Kieferlosigkeit der Cyclostomen nicht auf einer Rückbildung der Kiefer zu beruhen (was ich im »Ursprung der Wirbelthiere« behauptet hatte), der Mangel ist vielmehr ursprünglich, und die Cyclostomen stammen von Urformen ab, die überhaupt erst ein äußeres und noch kein wahres inneres Kiemenskelett besaßen.

Digitized by Google

Neurodermis bezeichnet. Aber es gehen daraus auch Muskelfasern hervor, was namentlich leicht am Munde und seiner Umgebung zu constatiren ist[1]. Im Bereich des ersten Trigeminus zunächst sichtbar, erstreckt sich diese Schicht allmählich nach hinten, mit dem successiven Hervortreten der Kiementaschen Schritt haltend, und ich ziehe es vor, dieselbe jetzt als Branchiodermis zu benennen.«

KUPFFER beschreibt dann auf pag. 118 die Entstehung dieser Schicht: »Die verlängerten Zellen der Ventralseite des Kopfes proliferiren lebhaft durch Längstheilung, verschieben sich gegen einander und unter gesteigertem Seitendruck schalten sich einzelne Zellen aus, die sich weiter theilen, bis eine continuirliche Lage entstanden ist . . .« Auch noch in einer späteren Publication (Studien zur vergleichenden Entwicklung des Kopfes der Cranioten. 3. Heft München 1895 pag. 10ff.) hält KUPFFER an der Vorstellung fest, dass die Branchiodermis durch »Abspaltung« von der ventralen Partie der Epidermis entstehe.

In dieser Anschauung von der Entstehung der »Branchiodermis« kann ich nun KUPFFER nicht folgen, so sehr ich auch mit ihm darin übereinstimme, dass es sich um ectodermale Zellen handle, und dass aus ihnen nicht nur die eigentlichen Knorpel des Kiemenskelettes, sondern auch die sog. Schleimknorpel des Mundes hervorgehen, die ich für die Homologa der vermissten Kiefer halte. Ist einmal das Auge durch die Beobachtung des allmählichen Fortschritts der das Mesectoderm herstellenden Producte der Ganglienleiste bei Selachiern daran gewöhnt, dieselben langsam vom Rücken des Medullarrohres ventralwärts hinabsteigen zu sehen, so gelingt es auch, sich davon zu überzeugen, dass ein durchaus analoger Process bei *Ammocoetes* Platz greift, und dass die »Branchiodermis« dieser Proliferation der Ganglienleistenzellen ihr Zustandekommen verdankt. Ich verspare mir auf eine andere Gelegenheit die ausführliche Beschreibung und Abbildung dieses Processes, will aber hier auf die Consequenzen in morphologisch-phylogenetischer Beziehung hinweisen.

Wenn meiner Homologisirung des Kiemenkorbes der Cyclostomen mit den Kiemenkörben der Selachier widersprochen ward, weil die Knorpel des *Ammocoetes* exodermalen, die der Selachier aber mesodermalen Ursprungs seien, so erledigt sich dieser Widerspruch dadurch, dass ich den Beweis führen konnte, die bahnbrechende Ent-

[1] Diese Angabe hat KUPFFER später zurückgezogen: in der That sind die betreffenden Muskelfasern anderer Herkunft, wie unschwer nachzuweisen ist und bereits von NEAL festgestellt ward.

Digitized by Google

deckung von Miss PLATT, welche durch KASTSCHENKO und besonders durch GORONOWITSCH vorbereitet war, finde auch auf die Selachier (und damit wohl auf alle Vertebraten) Anwendung: nicht nur bei den Cyclostomen, sondern auch bei Selachiern und Amphibien entstehen die Kiemenknorpel aus ectodermatischen Zellen. Die herkömmliche Unterscheidung von äußeren und inneren Visceralbogenknorpeln fällt damit ein für alle Mal weg. Alle auf diese Unterscheidung basirten Schlussfolgerungen werden halt- und grundlos. Zu diesen Schlussfolgerungen gehört dann selbstverständlich auch die BALFOUR'sche These von der Ursprünglichkeit des Saugmauls der Cyclostomen gegenüber dem Beißmaul der Gnathostomen; die Folgerung: weil sie keine wahren inneren Kiemenbogen besäßen, sollten die Cyclostomen auch keine Kiefer haben oder gehabt haben, und aus diesem Grunde sei es unrichtig, die Cyclostomen von Gnathostomen abzuleiten, wird hinfällig. Wie sehr man sich aber mit diesem Satz vergriffen hatte, werde ich an anderer Stelle nachweisen, wenn ich die Ergebnisse meiner jüngsten Untersuchungen über den Vorderkopf von *Ammocoetes* darstellen werde. Hier möge es genügen, das Fundament der BALFOUR'schen Schlussfolgerung entkräftet zu haben.

Der neueste Bearbeiter der *Ammocoetes*-Entwicklung, GOETTE (Über die Kiemen der Fische in: Zeitschr. Wiss. Z. 69. Bd. 1901 pag. 572), verhält sich wiederum ablehnend gegen die KUPFFER'sche Entdeckung vom Ursprung der Kiemenknorpel der Petromyzonten aus ectodermatischen Zellen; dagegen ist er von der Homologie der Kiemenbögen durch alle Abtheilungen der Wirbelthiere überzeugt und will nichts von einer grundsätzlichen Gegenüberstellung äußerer und innerer Kiemenbögen wissen. Wenn er sich trotzdem gegen meine Ableitung der Cyclostomen von Gnathostomen erklärt, so stützt er sich auf andere Momente, z. B. das seiner Meinung nach ursprünglichere Vorhandensein von Darmkiemen bei den Cyclostomen, die sich noch am Spritzloch verschiedener Fische erhalten haben sollen, gegenüber den Hautkiemen der meisten übrigen wasserbewohnenden Wirbelthiere, denen er einen späteren Ursprung zuschreibt. Auch bekämpft GOETTE mit eingehender Argumentation die von mir betonte Umwandlung des Pseudobranchialsackes des *Ammocoetes* zur Schlundwimperrinne: er glaubt, beweisen zu können, dass beide Gebilde unabhängig von einander bestünden. Eben so abweisend verhält er sich gegen meine frühere Auffassung der Schilddrüse als eines Überrestes einer oder mehrerer vor dem Spritzlochsack bestanden habender Kiemensäcke. Gegen letztere von mir vor Jahren

Digitized by Google

aufgestellte Hypothese haben sich auch JULIN und andere Autoren in früheren Publicationen schon ausgesprochen; desshalb benutze ich diese Gelegenheit, um zu erklären, dass ich den mir gemachten Einwürfen schon seit geraumer Zeit durchaus beistimme: die Schilddrüse hat keinen Anspruch darauf, mit präoralen oder ausgefallenen oralen Kiemensäcken homologisirt zu werden. Was aber die Natur der Pseudobranchialrinne, ihr Hervorgehen aus dem Spritzlochsack des *Ammocoetes* und ihren phylogenetischen Zusammenhang mit der Schlundwimperrinne des *Amphioxus* und der Tunicaten angeht, so werde ich an anderer Stelle darauf zurückkommen und im Zusammenhang mit weiteren Darlegungen über die Entwicklungsgeschichte des *Ammocoetes*-Kopfes auch diesem merkwürdigen Gebilde seine rechte Stellung in dem umfassenden, auf ontogenetische Daten gegründeten Gebäude der gesammten Wirbelthierphylogenie anzuweisen suchen.

---

## Nachtrag.

### I.

Die vorstehende Studie war schon lange abgeschlossen und in den Druck gegeben, als mir das Heft des Morph. Jahrbuches in die Hände fiel, in dem FÜRBRINGER unter dem Titel »Morphologische Streitfragen« auf 190 Seiten meine und RABL's gegen ihn und die GEGENBAUR'sche Schule gerichtete Kritik beantwortet.

FÜRBRINGER vertheidigt zuerst seine Trochlearistheorie oder »Idee«, wie er seine Hypothese nennt. Ich will mich an dieser Stelle nicht darauf einlassen, seine ausführlicheren Argumente auf ihre logische Tragkraft zu prüfen: dazu wird sich vielleicht bei Behandlung der Mandibularhöhle als Ursprungsort des M. obliquus superior in der nächsten Studie oder an einer anderen Stelle die geeignete Gelegenheit finden[1]. Er giebt eine überaus umständliche Darstellung der vergleichend-anatomisch-embryologischen Sachlage, wie sie durch die Autoren der letzten Jahrzehnte zu Stande gekommen ist, und gelangt zu der wohl auch von Anderen getheilten Auffassung, dass die Natur

[1] In Folge der Nothwendigkeit, die von FRORIEP behauptete Überkreuzung von Kopf- und Rumpfganglienleiste und die daraus abgeleiteten Argumente zur Grenzbestimmung von Kopf und Rumpf auf ihre Tragkraft zu prüfen, hat sich die Publication der Studien über Mandibular- und Prämandibularhöhle der Selachier verzögert: die große Zahl der für dieselben erforderlichen Abbildungen ließ sich nicht rechtzeitig herstellen, so dass beide Studien erst im nächsten Bande der »Mittheilungen« erscheinen werden.

Digitized by Google

und morphologische Bedeutung des Trochlearis noch durchaus problematisch sei. Für diese fast philologisch genaue Darlegung des litterarischen Thatbestandes kann man nur dankbar sein, ja, man wird die gewissenhafte Berücksichtigung der verschiedenen Meinungen um so mehr anerkennen müssen, als aus ihr die Complication des morphologisch-phylogenetischen Problems auch Demjenigen vor die Augen tritt, der diesen Dingen sonst fern steht. Dann aber folgt auf pag. 134 plötzlich der Sprung in die »Idee«, gegen deren Zulässigkeit RABL und ich Protest erhoben haben. Da FÜRBRINGER mit der von embryologischer Seite behaupteten Umwandlung eines dorsosensibeln Nerven in einen motorischen und mit dem angegebenen centripetalen Einwachsen motorischer Nervenfasern einstweilen nichts anzufangen wusste etc., »so blieb nur die Wahl, den dorsalen und gekreuzten Austritt dieses Nerven auf primordiale Vorgänge im Gebiete der motorischen Endorgane desselben zurückzuführen«. Das heißt mit anderen Worten, da FÜRBRINGER die verschiedenen X anderer Autoren nicht genügten, mit denen das morphologische Fragezeichen zu beantworten gesucht ward, so nahm er seine Zuflucht zu einem Y. Nun, dies wäre ja noch kein Grund gewesen, Protest zu erheben, und hätte sich FÜRBRINGER wirklich nur darauf beschränkt, wie er jetzt sagt, »aus der Vogelperspective« (l. c. pag. 85) über diese Dinge zu sprechen, so hätte ich wenigstens keinen Grund gefunden, »mit Kanonen nach Spatzen« zu schießen. Aber diese jetzt als Vogelperspective gedeuteten Excurse traten ursprünglich recht sehr mit der Prätension auf, gestützt auf vergleichend-anatomische Principien, der hin- und herschwankenden Ontogenie den Weg zu weisen und den Ontogenetikern, zumal auch dem Verfasser dieser Studien, den Standpunkt gründlich klar zu machen[1]. Wesshalb FÜRBRINGER sich nicht vorstellen kann, wie aus Zellabkömmlingen der Ganglienleiste Nervenfasern sich herstellen, die auch in das Medullarrohr einwachsen und dort mit anderen, von motorischen Kernen ausgehenden Fasern verschmelzen, weiß ich nicht; dass solche Zellen der Ganglienleiste auf der höchsten dorsalen Kuppe des Mittelhirns von Anfang an sich finden und liegen bleiben und durch ihre Umwandlung zu Nervenfasern möglicher Weise Anlass zur Bildung auch des »peripherischen« Chiasmas des Trochlearis geben, scheint mir doch nicht eine gar so außerordentliche Zumuthung; keinenfalls rechtfertigt es sich aber, statt dessen die mit den embryologischen

[1] Siehe die Anmerkung l. c. auf pag. 671—675.

Digitized by Google

Thatsachen nicht nur in Widerspruch stehende, sondern nahezu unbegreifbare Annahme von dem Austausch der Ursprungszellen des Obliquus superior des einen Antimers mit denen des anderen zu machen. FÜRBRINGER indess hält eine solche Annahme für begreiflicher als die eben ausgesprochene über die Bildung der Trochlearis-kreuzung durch Ganglienleistenzellen anf dem Dach des Mittelhirns, und erklärt zugleich (pag. 138ff.), dass er die Bildung sowohl des von ihm supponirten dorsalen Muskels als auch des dazu gehörigen Trochlearisvorfahren erst nach geschlossenem Neuralrohre annehme — wie denn natürlich das Parietalauge erst zu Stande kommen konnte, nachdem das Neuralrohr als solches existirte, in der That sogar sehr viel später sich bildet, wie es die Thatsachen der Ontogenie lehren. Nun liegen aber die Zellen, aus denen der Obliquus superior beider Antimeren hervorgeht, längst an Ort und Stelle der künftigen Mandibularhöhlenmetameren, wenn das Neuralrohr noch eine völlig offene Platte ist und nicht die geringste Spur einer Rohrbildung erkennen lässt, und sie liegen gerade an den lateral-distalsten Partien dieser Metameren, wo sie auch liegen bleiben, wenn die Umbildung der Medullarplatten zum Rohr erfolgt, wobei sie durch die gesammte Umbildung des Vorderkopfes zwar einigermaßen dorsalwärts geschoben werden, dennoch aber — wie das in der späteren Darstellung der Mandibularhöhlenentwicklung anschaulich gemacht werden wird — nicht als einfache Myotomzellen gedeutet werden dürfen. Von einer Bildung ultra-dorsaler, ins andere Antimer übergreifender Myotommuskelfasern ist dagegen nirgends eine Spur vorhanden; kein Austritt auch nur einer einzigen Zelle ist an der Mandibularhöhle zu sehen, der zu einer solchen Deutung Anlass geben könnte; die sich dorsalwärts aus der Mandibularhöhle loslösenden Mesenchymelemente bilden vielmehr die Gehirnhüllen und Schädelknorpel. Aus der frühen Anlage der gesammten Urwirbel- und Seitenplattenzellen, die Mandibularhöhlenmetameren mit einbegriffen, müssen wir aber mit Recht vermuthen, dass all diese Muskulatur phylogenetisch schon in Action trat, ehe bei den Vorfahren der Wirbelthiere die Medullarplatten die Umformung in ein Rohr vorgenommen hatten, desshalb müssen wir auch folgerichtig annehmen, dass diese Muskulatur innervirt war, ehe die Medullarplatten zum Rohr geschlossen waren. Damals wird wahrscheinlich die Augenmuskulatur noch nicht als solche oder in gleicher Weise bestanden haben wie jetzt, vielmehr werden die Vorfahren der Mandibular- und Prämandibularhöhle sich als Körpermuskulatur wenig von derjenigen der hinteren Segmente unterschieden haben.

Digitized by Google

In Folge dessen werden wir für die Muskelvorfahren der Mandibularhöhlenderivate — also für Obliquus superior, Rectus externus und die gesammte Adductor mandibulae-Gruppe — Nerven vorauszusetzen haben, die in ähnlicher Weise verliefen, wie die Homologa weiter caudalwärts liegender Segmente. Wenn wir also heute sehen, dass der Rectus externus auch an dem Stück seines Bauches, das aus den rostralsten Zellen der Mandibularhöhle hervorgeht, doch durch Fasern innervirt wird, die aus einer Wurzel stammen, welche unter der Ohrblase das Vorderhirn verlässt, nämlich dem Abducens, so werden wir ein Recht zu der Vermuthung haben, dass es sich hier um typische vordere Wurzeln und um die Reste eines Collectors handelt, der ursprünglich noch weitere vordere Wurzeln besaß, die indessen allmählich ausgefallen sind. Und wenn wir weiter sehen, dass aus den Seitentheilen der Medullarwülste Zellen hervorgehen, welche sich zwischen die parietalen Platten der Mandibularhöhle vertheilen, in einzelnen Gruppen vom Dach des Mittelhirns bis herab zur Ausbreitung ihres lateral-dorsalen Zipfels, des Mutterbodens eben dieses Obliquus superior, sich unregelmäßig anordnen und sich dann langsam zu allerhand unregelmäßig gestalteten Nervenfasern umwandeln, so werden wir wohl schließen dürfen, dass diese Zellen von Anfang an, ähnlich wie jene an mehr caudal gelegenen Metameren — also z. B. den Vagusmetameren — dazu bestimmt waren, die Zellen der Obliquus superior-Vorfahren zu innerviren, und werden berechtigt sein zu vermuthen, dass diese Zellen auch schon in irgend einer Form existirten, als die Vorfahren der Selachier noch offene Medullarplatten besaßen, und zur Verbindung des Centralnervensystems — so einfach es damals gewesen sein mag — mit den Seitenplatten der Mandibularmetameren dienten, wie immer diese auch beschaffen gewesen sein mögen. Dann aber konnte kein Austritts-Chiasma an den Vorfahren des Trochlearis existiren, vielmehr mussten die Fasern desselben mit den Kernen derselben Seite in Zusammenhang stehen. Das Chiasma muss also ein aus späteren phylogenetischen Stadien herrührender Erwerb sein und kann als solcher auch erst ontogenetisch nachträglich recapitulirt werden. Wann aber und wie soll bei solchem Structurverhältnis ein Austausch des Zellmaterials des späteren Obliquus superior des einen Antimers mit dem des anderen stattgefunden haben? Denn das ist doch das Punctum saliens in den Auseinandersetzungen der »Idee« FÜRBRINGER's, dass das Zellmaterial, aus dem der Obliquus superior der rechten Seite aller

Digitized by Google

heutigen Wirbelthiere hervorgeht, in weit zurückliegenden Vorfahrengenerationen in dem linken Antimere gelegen habe, das der linken Seite aber in dem rechten[1]. Ob es jemals einen dorsal gelegenen Muskel des parietalen Auges gegeben habe oder nicht, ob dieser Muskel ins andere Antimer »ultradorsal« übergegriffen habe oder nicht, das ist nicht die Hauptsache oder die Hauptfrage bei meiner Kritik der FÜRBRINGER'schen Vorstellungsweise, sondern wie es dieser übergreifende ultradorsale hypothetische Muskel angestellt habe, mit seinem Zellmaterial in den allerersten Anfangsstadien des embryonalen Lebens, wo die Kopflappen der Medullarwülste noch platt da liegen und neben ihnen das Zellmaterial der Mandibularhöhle bereits angelegt ist, in das andere Antimer zu gerathen — wie es zu jenem »Überwandern« aus dem einen Antimer in das andere gekommen sei, von dem FÜRBRINGER mit solcher Bestimmtheit und nicht bloß »aus der Vogelperspective« zu berichten weiß. Dies allein kann doch unter »primordialen Vorgängen im Gebiete der motorischen Endorgane des Trochlearis« verstanden werden, von denen in den »Morphologischen Streitfragen« jetzt auf pag. 134 gesprochen wird. Wenn FÜRBRINGER sich also auf mehr als fünfzig Druckseiten bemüht, über die Verhältnisse des Trochlearis-Chiasmas seine Leser aufzuklären, dabei aber kein Wort über den Kernpunkt des ihm von mir zur Last gelegten morphogenetischen Missverstehens sagt, so bin ich eben genöthigt, hier noch einmal diese Divergenz der Auffassung hervorzuheben und ihn aufzufordern, dieselbe aufzuklären. Vielleicht wird es ihn dann auch weniger wundern oder »Spaß machen« zu sehen, wie sein »bescheidener Gedanke« (pag. 89) von mir und RABL in den Mittelpunkt unseres Interesses gestellt worden sei, ich ihn sogar zum Gradmesser der modernsten Methode der vergleichenden Anatomie und ihrer Prätensionen mache. Was FÜRBRINGER zu seiner Annahme des »primordialen Überwandern der Ursprungszellen der beiden Obliqui superiores aus einem Antimer in das andere« Anlass gegeben zu haben scheint, ist, glaube ich, die vergleichend-anatomische Lehre

[1] Cf. FÜRBRINGER l c. pag. 704 u. 705: »Wie ich oben ausgeführt, kann ich hier nicht folgen, indem der Verlauf des N. trochlearis mir zeigt, dass sein Muskel der entgegengesetzten Körperhälfte entstammt und von dem dorsalen Bereiche derselben successive in das antimere laterale Gebiet eingewandert ist. Wenn der rechtsseitige M. obliquus superior mit den rechtsseitigen Mm. recti et obliquus inferior aus dem Material der rechten Seite sich ontogenetisch aufbaut, so ist das eine Cänogenie; die palingenetische Reconstruction hat ihn auf die linke Seite zu verweisen, dagegen den linken M. obliquus superior aus dem rechtsseitigen Somitenmaterial abzuleiten.«

Digitized by Google

von dem uranfänglichen Zusammenhang der Nerven mit ihrem contractilen Endorgan, dem Muskel. Von dieser Lehre getrieben und immer bereit, die Beweiskraft embryologischer Beobachtungen durch das bequeme Dogma der Cänogenie in Abrede zu stellen, hält FÜRBRINGER es für zulässig, »primordiale Vorgänge im Gebiet der Endorgane« anzunehmen, von denen zwar bisher keine Spur wahrgenommen worden sei, die aber doch vielleicht bei dem »Wirrwarr« der sich so sehr widersprechenden Angaben der Ontogenetiker irgendwo zum Vorschein kommen könnten. Sich aber darüber einigermaßen Rechenschaft zu geben, wie beschaffen solche primordialen Vorgänge waren, und welches ontogenetische Geschehen im Einzelnen durch die Annahme »primordialer Vorgänge« postulirt werde, versäumt FÜRBRINGER: wie ein »Überwandern« von Muskelzellen eines Antimers in das andere in frühesten — primordialen! — Stadien überhaupt stattfinden könne, erfahren wir nicht; dafür muss der Deus ex machina »Cänogenie« sorgen. Und so lange FÜRBRINGER uns nicht angiebt, wie die ultradorsalen Muskelfasern, welche seiner »Idee« nach die Parietalaugen bewegt haben sollen, es angefangen haben, in ihren ersten ontogenetischen Stadien allmählich auf das entgegengesetzte Antimer zu gerathen und dort sich genau so zu verhalten, als wären sie uranfänglich dort entstanden, so lange hat er einen »unmöglichen« Erklärungsversuch für das Zustandekommen des Trochlearis-Chiasmas gemacht. Dann aber liegt nicht mir die Pflicht ob, diesen Erklärungsversuch durch »Thatsachen« zu entkräften, vielmehr hat FÜRBRINGER dafür zu sorgen, dass er ihn aus der Region der »Worte« in die der »Begriffe« resp. der beobachtbaren Vorgänge überführe — wozu vielleicht, lägen solche Beobachtungen vor, eine oder zwei Druckseiten völlig ausreichen dürften.

Dass aber RABL eben so wie ich diesen »Erklärungsversuch« des Trochlearis-Chiasmas in so nachdrücklicher Weise hervorgehoben haben, darf FÜRBRINGER doch nicht in Erstaunen setzen. Handelt es sich doch dabei um ein Gedankenproduct des hervorragendsten Vertreters der »GEGENBAUR'schen Schule«, des Nachfolgers GEGENBAUR's selber in allen Ämtern und Würden! A tout Seigneur tout honneur! Dann aber beleuchtet dieser Erklärungsversuch auch viele andere, aus derselben Fabrik stammende phylogenetische Hypothesen, und man darf wohl sagen: Ex uno discere omnes! Einer Anschauungs- und Denkweise, die solche »Ideen« als Programm für künftige Untersuchungen aufstellt, muss man im Interesse eben dieser künftigen Untersuchungen scharf auf die Finger sehen, sonst könnte leicht das,

Digitized by Google

was ich den prähistorischen Standpunkt einer mit vergleichend-anatomischen Anschauungen arbeitenden Phylogenie nenne, sich noch in infinitum weiter ausdehnen.

Eine zweite Probe eben dieses prähistorischen Standpunktes suchte ich durch die Studien 18—21 zu bekämpfen: die Lehre von der Dysmetamerie der Occipitalregion, die zugleich die Unmöglichkeit darthun soll, dass Spinalganglien und Spinalnerven mit Vagus- oder Glossopharyngeuswurzeln in demselben Metamer von Anfang an co-existiren könnten. Die vorliegende Studie ist recht eigentlich der letzteren Frage gewidmet. Auf dieselbe geht FÜRBRINGER in den »Morphologischen Streitfragen« ein, wenn auch erst ganz am Schluss (pag. 246 ff.). Leider kann ich auch hier nicht umhin, eine gewisse Enttäuschung zu empfinden. Mir schien es, als hätte ich den Gegensatz, in dem meine Auffassung zu der GEGENBAUR's und FÜRBRINGER's stünde, recht scharf bestimmt, hatte desshalb wörtlich die Stellen angezogen, in der Letzterer seine Meinung über die Unzusammengehörigkeit der visceralen Muskulatur der Vagus-Glossopharyngeus-Gruppe mit den darüber befindlichen Myotomen der Occipitalsomite als etwas längst Anerkanntes und Feststehendes ausspricht. Diese »primordiale« Unzusammengehörigkeit, nur cänogenetisch entstandene Verschmelzung ursprünglich heterogener, von einander weit getrennter Somite und Brachiomeren hatte FÜRBRINGER gerade auf Grund ihrer Innervirung als durchaus erwiesen angenommen: ich aber hatte mich bemüht, seine Argumente durch den Nachweis zu entkräften, dass von Anfang an Vagusganglien und Spinalganglien in demselben Metamer sich anlegen, wesshalb ich eben von Vagus-Spinalganglien sprach. Die GEGENBAUR-FÜRBRINGER'sche Argumentation ruhte ausschließlich auf vergleichend-anatomischer Basis: auf der in früheren Jahren gewiss ganz gerechtfertigten Auffassung der Homodynamie der Kopf- und Spinalganglien, die, was auch immer ihre späteren Umlagerungen anginge, doch von Anfang an hinter einander gelegen und metamerisch auf einander gefolgt seien. Diese Doctrin konnte allerdings zur Folgerung führen, dass Spinal- und Branchialnerven primordial nicht in demselben Metamer auftreten könnten, und dass, wenn die ontogenetischen Befunde doch solch locales Zusammenauftreten zum Vorschein brächten, es sich um cänogenetische Verschiebungen handeln müsse. Dass überhaupt Verschiebungen in der Kopfregion stattfänden, wobei die Kiemenregion und die Rumpfmuskulatur sich in der mannigfaltigsten Weise zu einander verlagern und durch Volumzunahme

Digitized by Google

die einen nach vorn, die andern nach hinten ausgreifen, habe ich keinen Augenblick in Abrede gestellt: derlei Erscheinungen sind bei den Selachiern wie bei andern Vertebraten, besonders aber auch bei *Petromyzon* so auffällig und mir natürlich so geläufig, dass es sonderbar erscheinen müsste, wollte ich sie ableugnen. Was ich aber geleugnet habe, ist die Nothwendigkeit, einen völligen Ausfall ursprünglich vorhanden gewesener occipitaler Somite anzunehmen, wie GEGENBAUR und FÜRBRINGER es auf Grund eben jener Innervationsverhältnisse postuliren, wodurch sie ein tiefgreifendes phylogenetisches Geschehen, auf ausschließlich vergleichend-anatomische Argumente gestützt, erweisen zu können glauben. Die ontogenetische Beobachtung bot keinen Anhalt für solche Annahme; vielmehr ergab die Embryologie der Kopfnerven gegründeten Anlass, an ihrer Homodynamie mit den Spinalganglien zu zweifeln und damit das Argument, auf welches die vergleichende Anatomie ihre Anschauungen hauptsächlich basirte, seiner Wirksamkeit zu entkleiden. Waren die Kopfganglien nicht mehr den Spinalganglien homolog, dann konnten sie eben auch caeteris paribus zugleich mit ihnen in ein und demselben Metamer entstehen und vorkommen, und dann brauchte Niemand daran Anstand zu nehmen, dass die Myotommuskulatur eines Metamers von einem vorderen Spinalnerven, die Visceral- oder Kiemenmuskeln desselben Metamers aber von einem Seitenhornnerven innervirt ward; die Behauptung, es müsse sich um cänogenetische Verschiebungen schon bei der Anlage dieser beiden Muskulaturen in demselben Metamer gehandelt haben, war dann irrig und überflüssig. Dies aber war gleichbedeutend mit einer kategorischen Zurückweisung der GEGENBAUR-FÜRBRINGER'schen, auf Argumente der vergleichenden Anatomie gestützten Hypothese vom Ausgefallensein occipitaler Somite, an deren Stelle andere, caudalwärts gelegene, vorgerückt seien. Hier giebt es kein Verwaschen der Standpunkte oder der Auffassungen: entweder die Visceralmuskulatur der Vagus-Glossopharyngeus-Region gehört von Haus aus zu den Myotomen, die schon in den ersten Embryonalstadien darüber liegen, oder sie ist cänogenetisch darunter geschoben, entweder die Kopfganglien sind den Spinalganglien homodynam, oder sie sind es nicht; ob GEGENBAUR, wie FÜRBRINGER rechtfertigend auf pag. 246 sagt, »den Hypoglossus bis auf den heutigen Tag der Vagusgruppe einverleibt«, oder nicht, ist völlig gleichgültig, — eben so, was auf pag. 247 geäußert wird, es wolle FÜRBRINGER scheinen, als ob »GEGENBAUR's alte, von ihm bis auf den heutigen Tag festgehaltene regionale Ein-

Digitized by Google

theilung der Kopfnerven, wonach er die Augenmuskelnerven zur Trigeminusgruppe, den Hypoglossus zur Vagusgruppe rechnet, recht gut in den Rahmen der VON KUPFFER'schen Entdeckung [von Spinalnerven an den Kopfganglien] und ihrer Bestätigung durch DOHRN passt«. Wenn in der Auffindung echter und wirklicher Spinalganglien und Nerven[1] in denselben Metameren, welche die Kopfganglien liefern, wirklich etwas Neues vorliegt, wie FÜRBRINGER es anerkennt, so ist das gerade die Tragweite dieses »Neuen«, dass es die alten GEGENBAUR'schen Doctrinen über Homodynamie der Kopf- und Spinalganglien außer Kurs setzt: was soll es aber dann heißen, zu behaupten, irgend eine nebelhafte Wendung oder vieldeutige Ausdrucksweise GEGENBAUR's »passe recht gut in den Rahmen der KUPFFER'schen Entdeckung und ihrer Bestätigung durch DOHRN?« Dadurch kann nur bei den der Sache ferner Stehenden der Eindruck hervorgerufen werden, als handle es sich im Grunde nur um kleine Schwankungen der Auffassung, nicht aber um diametral entgegengesetzte Deutungen, von denen die eine die andere aufhebt und mit all ihren Consequenzen zurückweist. FÜRBRINGER beruft sich auf das Zeugnis von SEVERTZOFF, BRAUS und FRORIEP, welche als Ontogenetiker gleich ihm, dem vergleichenden Anatomen, für die rostral gehende Somitenwanderung einträten. Ich habe schon gesagt, dass eine Verschiebung oder auch eine Concentration der Myotommuskulatur in der Occipitalregion auch von mir durchaus zugegeben worden sei: sie zu leugnen — zumal bei *Ammocoetes*, wo die postoticale Muskulatur bis auf die Oberlippe hinübergreift! — wäre gleichbedeutend mit dem Leugnen des Lichtes bei vollem Sonnenschein. Aber nicht um die Bewegungen und Verschiebungen der Myotommuskulatur resp. des Kiemenapparates während der fortschreitenden Entwicklungsstadien handelt es sich, sondern um die erste Anlage der metotischen Somite und die Behauptung, dass schon bei dieser ersten Anlage eine cänogenetische Verschiebung der Myotomtheile gegen die Seitenplatten Platz gegriffen habe, weil so und so viel Somite in der Occipitalgegend überhaupt unterdrückt, und in ihre Stelle Rumpfmyotome nach vorn vorgerückt seien. SEVERTZOFF, den FÜRBRINGER ohne Weiteres als auf seiner Seite stehend anführt, nimmt nur an, dass bei *Torpedo* Rumpfsomite in den Bereich der Occipitalgegend eingerückt seien, weil er sich sonst die größere Zahl

[1] Die von KUPFFER bei *Ammocoetes* gewonnenen Anschauungen habe ich durch Nachuntersuchung nicht bestätigen können.

Digitized by Google

derselben bei *Torpedo* gegenüber den Haien nicht erklären könne: wie sich SEVERTZOFF jetzt zu meiner Erklärung dieses Zahlenunterschiedes verhält, weiß ich nicht, da er sich darüber noch nicht geäußert hat. Was den Einspruch FRORIEP's angeht, so habe ich, was FRORIEP darüber bisher gedruckt hat, durch die vorstehende Studie gewürdigt — wenn er noch weitere Einsprüche machen sollte, so wird es mir von großem Interesse sein, seine auf ontogenetische Beobachtungen gestützten Gründe kennen zu lernen: es wird dann sicherlich an der Zeit sein, die beiderseitigen Beobachtungen von Neuem zu controlliren und die daraus abgeleiteten Schlussfolgerungen auf dialectischem Wege auf ihre Tragkraft zu prüfen[1]. Wenn aber FÜRBRINGER glaubt (pag. 251), er brauche sich gegenüber meiner Verurtheilung seiner Deutung der KILLIAN'schen Befunde auf keine theoretischen Erörterungen einzulassen, sondern könne lediglich die beobachteten und schon 1897 von ihm angegebenen Thatsachen wiederholen, so habe ich ihn darauf aufmerksam zu machen, dass man das, was er seine Thatsachen nennt, sehr wohl anerkennen könne, ohne doch die von ihm daraus gezogenen Folgerungen mit in den Kauf zu nehmen. Nicht seine Thatsachen habe ich bekämpft, sondern die Deutungen, denen er sie unterwirft, und die Folgerungen, die er daraus zieht. Und das thue ich heute noch genau in demselben Maße und finde nicht, dass die vorliegenden Erörterungen FÜRBRINGER's das Geringste dazu beigetragen hätten, die eigentlichen Gegensätze unserer Auffassung auszugleichen.

Ich komme nun zu dem dritten Thema der »Morphologischen Streitfragen«, der Archipterygiumtheorie, von der ich in der 21. Studie in einer Anmerkung gesagt hatte, die im Jahre 1897 von FÜRBRINGER als unwiderlegliche Stützen der Archipterygiumtheorie bezeichneten Insertionsverhältnisse des M. trapezius und intrascapularis seien als Argumente eben so irrig und phylogenetisch werthlos, wie die Archipterygiumtheorie selber. Dieses zweifellos scharfe Urtheil halte ich mich für verpflichtet, um so mehr zu rechtfertigen, als FÜRBRINGER in den »Morpholog. Streitfragen« auf pag. 170—172 von Neuem eine Darstellung davon giebt, wie er und die GEGENBAUR'sche Schule sich die der Archipterygiumtheorie zu Grunde liegende Umwandlung von Kiemenbogen und Kiemenstrahlen zu Schulter- und Beckengürtel und dazu gehörigem Flossenskelet entstanden denken. FÜRBRINGER sagt zwar von dieser Darstellung, sie sei »großentheils

[1] Siehe weiter unten den II. Nachtrag.



Digitized by Google

noch Hypothese: feste Bausteine und speculative Bindeglieder lägen dabei neben einander« — dennoch verdient dieselbe hier um so mehr recapitulirt zu werden, als die Vorstellungsweise der GEGENBAUR-schen Schule in ihr besonders prägnant zur Erscheinung gelangt. Es heißt dort:

»GEGENBAUR und seine Schule leiten das Flossenskelet aus dem Kiemenskelet unter Wanderung in das spinale Gebiet ab; die Seitenfaltentheoretiker lassen es in loco im Rumpfe aus dem Mesoderm der Seitenfalte und, wie insbesondere RABL betont, durch die aufbauende Kraft der metameren spinalen Muskulatur als dieser genau entsprechendes metameres Gebilde entstehen.

»Für die GEGENBAUR'sche Schule ist somit das Skelett des Schultergürtels und der Brustflosse sowie des Beckengürtels und der Bauchflosse ein Abkömmling primitiver Kiemenbogen und Kiemenradien[1], die unter frühzeitiger Aufgabe ihrer einstmaligen respiratorischen Function, sowie unter Rückbildung ihrer dieser Respiration dienenden, vom Nervus vagus versorgten Muskulatur in Verband mit der Rumpfmuskulatur und in das spinale Gebiet gelangten und dabei zugleich mehr und mehr zu locomotorischen Leistungen herangezüchtet wurden[2]. Dieser in sehr alter Zeit stattfindende Functionswechsel und diese morphologische Umbildung war mit mehr oder minder weitgehenden Wanderungen in das spinale Rumpfgebiet, vorwiegend in caudaler Richtung, hier und da aber auch mit rückläufigen rostral gerichteten Bewegungen verbunden; den bewegenden

---

[1] »Über das Ausgang gebende primordiale Verhalten dieser Kiemenradien, welche die stützenden Träger der Kiemenschleimhaut bilden, ist bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse nichts Sicheres zu sagen. Diejenige Anschauung, welche sie als ursprüngliche Sprossungen der Kiemenbogen betrachtet, die bei höherer Entfaltung der Kiemenathmung und Kiemenschleimhaut zu größerer und selbständiger Entwicklung gelangten, bei primitiverem Verhalten der Respiration aber gering entfaltet und unselbständig blieben, dürfte wohl die meiste Wahrscheinlichkeit für sich haben.«

[2] »Der Verband des visceralen Skelettes mit der Rumpfmuskulatur vollzog sich bereits in sehr früher Zeit; er fehlt auch nicht jenen vorderen Visceralbogen, die bei den niederen Vertebraten noch jetzt der Kiemenathmung dienen. Und hier lässt sich zugleich von diesen bis zu den höheren Wirbelthieren die ganze Entwicklungsreihe demonstriren, welche unter Aufgabe der alten respiratorischen Function und unter immer weiter gehender Rückbildung der alten, von Kopfnerven versorgten Kiemenmuskulatur mehr und mehr unter den überwiegenden Einfluss der spinalen Muskulatur gelangte. Für diese Kiemen sind auch weitgehende caudalwärts gerichtete Wanderungen constatirt.«

Digitized by Google

Factor bildete hierbei die Rumpfmuskulatur. Zugleich erfuhr unter dem mächtigen Einflusse der neuen locomotorischen Function und der ihr dienenden und immer höher sich differenzirenden Rumpfmuskeln auch das alte aus dem Kopfbereiche übernommene Skelett eine weitgehende Umwandlung: der viscerale Bogen wurde unter erheblicher Umbildung zum Gliedmaßengürtel: die mit der Rückbildung des respiratorischen Actes immer rudimentärer gewordenen Träger der Kiemenschleimhaut (Reste der Kiemenradien) gelangten zu neuer, neuen Zwecken dienender hoher Ausbildung (Sprossenbildung mit secundärer Gliederung). So entstand in Correlation zu den die Flosse bewegenden spinalen Muskeln das Flossenskelett, nach Volumen ganz überwiegend eine neue Heranzüchtung, aber doch kein völlig neues Element, das durch die spinale Muskulatur aus dem Bindegewebe des Rumpfes herausgebildet worden wäre, sondern ein Gebilde, welches aus den kleinen Relicten des visceralen Gebietes (Radienrudiment) übernommen und zu der neuen hohen Entfaltung geführt wurde. Da hierbei der spinalen Muskulatur eine sehr wesentliche Rolle zukam, geschah diese Skelettentfaltung unter dem regulatorischen Einflusse der Function auch bei zahlreichen Abtheilungen in einer dem ursprünglichen metameren Ausgange der Muskulatur sich mehr oder minder anpassenden Anordnung. — Dieser so dargestellte phylogenetische Bildungsprocess ist großentheils noch Hypothese; feste Bausteine und speculative Bindeglieder liegen dabei neben einander. Doch weisen gewisse Verhältnisse des Schultergürtels[1] und die theilweise Innervation des ihn umhüllenden Bindegewebes, sowie gewisse mit ihm in Verband stehende und vom N. vagus versorgte Muskeln (Trapezius, Interscapularis) auf die alten Beziehungen zum visceralen Skelett hin; das Brustflossenskelett aber ist auch ontogenetisch als eine Sprossung aus dem Schultergürtel erkannt worden,

[1] »Ich habe hierbei vorzugsweise die ganze Gestalt und Lage des Schultergürtels der Haie, sowie die bei gewissen Vertretern derselben sich findenden suprascapularen Abgliederungen des dorsalen Endes im Auge, während ich auf die ventralen, von den Autoren als Episternum, Omosternum etc. bezeichneten Abgliederungen jetzt noch weniger Werth lege als schon früher. Der Schultergürtel ist keinem der bekannten Visceralbogen complett homolog, sondern eine weitgehende Umbildung aus primordialen Formen derselben; es braucht hierbei nur auf die ganz veränderte Lage zu dem Nervus vagus, dem Herzen und den Kiemengefäßen hingewiesen zu werden, die gemeinhin außen auf den Kiemenbogen liegen, aber von dem Schultergürtel bedeckt werden. Bei so weitgehenden Veränderungen ist eine speciellere Homodynamisirung nur mit größter Vorsicht und Reserve in Angriff zu nehmen.«



Digitized by Google

gehört somit genetisch zu ihm. Bei dem von dem Kopfbereiche viel weiter entrückten Beckengürtel (dem die Bauchflosse gerade so angehört wie dem Schultergürtel die Brustflosse) ist von jenen Resten einer einstmaligen Zugehörigkeit zum visceralen Gebiete nichts mehr nachweisbar. Sein und seiner Flosse ganzer Bau spricht aber mit sehr großer Wahrscheinlichkeit für die Homodynamie mit dem Schultergürtel und der Brustflosse, aber nicht für eine secundär herangezüchtete Convergenzanalogie aus einem dem vorderen Bogen und seiner Flosse ursprünglich ganz heterogenen Gebilde.«

Dies die Construction aus »festen Bausteinen und speculativen Bindegliedern«, bei deren Darlegung nur zu bedauern ist, dass FÜRBRINGER uns nicht mitgetheilt hat, welches die festen Bausteine und welches die speculativen Bindeglieder seien: die Kritik der ganzen Theorie oder Hypothese würde sich dadurch wesentlich vereinfacht haben.

Getreu der Vorschrift, die Morphogenese eines Organs oder eines Gebildes so eingehend als möglich zu erforschen, um für ihre Phylogenie »feste Bausteine« zu gewinnen, habe ich schon vor nahezu 20 Jahren meine abweisende Kritik der Archipterygiumtheorie im Wesentlichen auf die beobachtbare Thatsache gegründet, dass von den drei Hauptelementen, aus denen sowohl die Kiemenbogen wie die Extremitäten bestehen: Muskel, Nerv und Knorpelskelett — zwei derselben durchaus heterogen seien: die Muskeln und die Nerven. Erstere leiten sich bei den Kiemen von den visceralen Seitenplatten ab, bei den Extremitäten dagegen von den dorsal gelegenen Myotomen; letztere, die diese Muskulatur innervirenden Fasern, stammen bei den Kiemen aus dem Seitenhorn, bei der Extremität aus dem Vorderhorn.

So kurz und einfach diese Feststellungen klingen, so tiefgreifend ist und bleibt doch ihre Wirkung mit Bezug auf die Fundirung der Archipterygiumtheorie, die ja von Hause aus auf ausschließlich vergleichend-anatomische Anschauungen gegründet ward und auch, so lange solche Anschauungen Geltung behielten, manches Verführerische besaß. Ihrer Grundidee, dem Functionswechsel von Kieme und Flosse, habe ich selber lange angehangen, wie ich denn auch unabhängig von GEGENBAUR auf den Gedanken gerathen war, den Ursprung der Extremitäten aus Kiemen herzuleiten[1].

[1] Möge es gestattet sein, hier eine Episode zu erzählen, welche erweist, wie alt und fundamental meine Gegnerschaft gegen die specifisch GEGENBAUR-sche Theorie ist.

Es war, wenn ich nicht irre, am Ende der Sechziger Jahre, als Prof. HAECKEL

Digitized by Google

Da ich immer darauf ausging, anneliden-artige Thiere als Ursprung der Wirbelthierorganisation zu erweisen, so lag mir diese Auffassung sehr nahe, entfernte sich aber toto coelo von der eigentlichen Archipterygiumtheorie, welche durch Postulirung directer

eines Tages zu mir auf mein Zimmer kam — ich war damals noch Privatdocent an der Universität Jena — um mich aufzufordern, Abends in die Sitzung des medicinisch-naturwissenschaftlichen Vereins zu kommen; GEGENBAUR werde einen Vortrag über den Ursprung der Extremitäten halten, dessen Tragweite außerordentlich, und den anzuhören der höchste Genuss sein werde. Ich sagte mein Kommen natürlich zu; dass ich selbst über diese Frage mir eigene Gedanken gemacht hätte, verschwieg ich aber um so mehr, als ich die Unduldsamkeit HAECKEL's sowie GEGENBAUR's gegen meine von den ihrigen abweichenden Auffassungen zur Genüge kannte. Das Auditorium, das sich zu dem Vortrag eingefunden hatte, war vollzähliger, als es sonst in den Sitzungen des Vereins der Fall zu sein pflegte. Ich saß neben meinem Freunde W. PREYER (dem vor mehreren Jahren verstorbenen Physiologen), dem offenbar in derselben Weise wie mir von der Bedeutung des GEGENBAUR'schen Vortrags gesprochen worden war, so dass er in der ihm eigenen leicht erregbaren Art seine Spannung in besonders markirter Weise kund gab. Ich blieb um so ruhiger und sagte nur: »Ich weiß, was uns GEGENBAUR erzählen wird.« »Wie so?« antwortete PREYER, »hat er es Ihnen schon mitgetheilt?« »Ach nein,« erwiderte ich, »auf solchem Fuß stehen wir nicht. Aber ich weiß doch, was er sagen wird.« Auf das ungläubige Gesicht PREYER's hin nahm ich ein Stück Papier, schrieb mit Bleistift darauf: »Die Flossen sind aus Kiemen hervorgegangen«, faltete es zusammen und gab es PREYER mit den Worten: »Nach dem Vortrage sehen Sie zu, ob ich Recht hatte.« Nun sprach GEGENBAUR, und dabei kam die Theorie des uniserialen Archipterygiums zum Vorschein. In dem Vortrage, der hauptsächlich die Zurückführung des Knorpelskeletts der Brustflosse auf das Skelett eines Kiemenbogens zum Inhalt hatte, berührte GEGENBAUR natürlich auch das Problem der Beckenflosse und wies auf die Schwierigkeit hin, ihrer weiten Entfernung halber auch sie vom Kiemenapparat abzuleiten. Dieser Schwierigkeit zu begegnen, gäbe es indess zwei Möglichkeiten: entweder seien zwischen den beiden, ursprünglich neben einander und dicht hinter den Kiemen befindlichen Extremitäten neue Metameren eingeschaltet worden, wodurch die Beckenflosse allmählich nach hinten verschoben sei, oder sie sei selbstthätig von vorn nach hinten gewandert. Als ich diese, für meine Vorstellung gleich unmögliche Alternative hörte, sagte ich zu PREYER: »Bitte, geben Sie mir das Papier noch mal her«, entfaltete es und schrieb dazu: »GEGENBAUR übersieht eine dritte Möglichkeit: dass zwischen Brust- und Beckenflosse an allen Segmenten Kiemen gesessen haben, die bei der Umwandlung derjenigen, aus denen jene beiden hervorgingen, zurückgebildet wurden und ausfielen; diese dritte Möglichkeit deckt sich wahrscheinlich mit der Wirklichkeit.« Dann faltete ich das Papier wieder zusammen und gab es PREYER zurück. Als GEGENBAUR geendet, eine kurze Discussion sich daran geschlossen hatte, öffnete PREYER das Papier und war höchlichst erstaunt, nicht nur das Wesen des GEGENBAUR'schen Vortrags, sondern sogar noch eine Verbesserung eingefügt zu sehen. »Woher wussten Sie das?« »Weil ich mir erlaubt habe, über die Frage meine eigenen Gedanken zu haben.«

Digitized by Google

Umwandlung bereits localisirter und differenzirter Kiemenskelette zu noch complicirteren Flossenskeletten nicht in meinen phylogenetischen Kram passte. Damals freilich fehlte mir noch jedes selbstthätige Studium in dieser Frage; ich konnte nur die Resultate älterer Forschungen zu neuen Combinationen verbinden; es sollte noch anderthalb Jahrzehnte dauern, bis ich Zeit und Gelegenheit gewann, auf eigene Untersuchungen gestützt, die Archipterygiumtheorie, die nun schon von THACHER-MIVART und BALFOUR in anderer Weise durch die Gegenüberstellung der Seitenfaltentheorie in Zweifel gezogen war, in der bekannten Weise anzugreifen, wodurch ich mir den Zorn GEGENBAUR's und seiner Schule und nach langen Jahren auch noch den bekannten Ausbruch der Entrüstung FÜRBRINGER's zuzog.

Nun habe ich mich heute wieder mit der Archipterygiumtheorie zu beschäftigen und wieder dieselben Wege einzuschlagen, die ich vor fast 20 Jahren ging, als ich die Heterogenie der Nerven und Muskeln betonte, durch welche zwischen Kiemenapparat und Extremitätengürtel nach meiner Auffassung eine unüberbrückbare Kluft geschaffen ward. Die Auslegekunst GEGENBAUR's und seiner Schule hat es zu Stande gebracht, mittels allerhand nothdürftig hergestellter Planken und Bretter vergleichend-anatomischer Natur, die durch ontogenetische Stricke verbunden wurden, eine interimistische Brücke über diese Kluft zu bauen, auf welche arglose Gemüther, im Vertrauen auf den soliden Ruf und das zur Schau getragene Sicherheitsgefühl der Baumeister, den Fuß setzten, ohne auch nur gewahr zu werden, wie tief die Kluft und wie gebrechlich die Brücke sei, zumal seit zwei der Hauptpfeiler, die der Muskeln und Nerven, zusammengebrochen waren, und das ganze Gewicht der Brücke ausschließlich auf dem dritten Pfeiler ruhte, der Natur und Homogenie der knorpligen Bogen.

In den »Morphologischen Streitfragen« ist nun die Construction dieser Nothbrücke möglichst genau beschrieben und dargelegt worden: einzelne der dabei benutzten Planken und Bretter auf ihre Festigkeit zu prüfen, vor Allem aber Gewissheit darüber zu erlangen, ob der dritte Grundpfeiler der Archipterygiumtheorie, ihr letzter »fester Baustein«, sich wirklich als solid erweist, ist die Aufgabe der nachfolgenden kurzen Kritik.

Wie wir oben sahen, heißt es bei FÜRBRINGER: »Bereits im Vorhergehenden wurde angegeben, dass hinsichtlich der Abstammung des Skelettes der paarigen Fischflossen zwischen der GEGENBAUR-schen Archipterygiumtheorie und der Seitenfaltentheorie, der RABL

Digitized by Google

anhängt, eine fundamentale Differenz besteht. GEGENBAUR und seine Schule leiten dieses Skelett aus dem Kiemenskelett unter Wanderung in das spinale Gebiet ab; die Seitenfaltentheoretiker lassen es in loco im Rumpfe aus dem Mesoderm der Seitenfalte und, wie insbesondere RABL betont, durch die aufbauende Kraft der metameren spinalen Muskulatur als dieser genau entsprechendes metameres Gebilde entstehen.«

Hier haben wir also den bestimmtesten Hinweis auf die Herkunft des Knorpels der Extremitäten als entscheidendes Kriterium für die Wahrheit der einen oder der anderen Theorie.

Auf pag. 171 lasen wir (s. oben pag. 629), »dass unter dem Einfluss der neuen locomotorischen Function und der ihr dienenden Rumpfmuskeln das alte, aus dem Kopfbereich übernommene Skelett eine weitgehende Umwandlung erfuhr: der viscerale Bogen ward unter erheblicher Umbildung zum Gliedmaßengürtel, die mit der Rückbildung des respiratorischen Actes immer rudimentärer gewordenen Träger der Kiemenschleimhaut (Reste der Kiemenradien) gelangten zu neuer, neuen Zwecken dienender Ausbildung (Sprossenbildung etc.). So entstand in Correlation zu den die Flosse bewegenden spinalen Muskeln das Flossenskelett, nach Volum ganz überwiegend eine neue Heranzüchtung, aber doch kein völlig neues Element, das durch die spinale Muskulatur aus dem Bindegewebe des Rumpfes herausgebildet worden wäre, sondern ein Gebilde, welches aus den kleinen Relicten des visceralen Gebietes (Radienrudiment) übernommen und zu der neuen hohen Entfaltung geführt wurde.«

Die von mir gesperrt gedruckten Worte beweisen zur Genüge, dass FÜRBRINGER in der That an einer morphologischen Umbildung des in seiner cellulären Structur als Visceralbogen constituirten Schultergürtels festhält. Denken wir uns den Process Schritt für Schritt aus, den FÜRBRINGER uns dargestellt hat (wobei wir die Schwierigkeiten, die FÜRBRINGER selbst auf pag. 172 in der Anmerkung über die Lagerung des Schultergürtels zum Herzen, den Kiemengefäßen und dem N. vagus hervorhebt, hier übergehen wollen), nehmen wir aber dabei an, es handle sich um einen der jetzt noch fungirenden Kiemenbögen, so würden wir zunächst zu fragen haben: wie begann denn der Functionswechsel, welcher aus der Kieme eine Flosse, aus dem Athmungsorgan ein locomotorisches macht? Nach der von mir vor bald 30 Jahren gegebenen Definition des Begriffes Functionswechsel müsste eine quantitative Veränderung der

Digitized by Google

Neben- und Hauptfunctionen stattgefunden haben, d. h. also die Nebenfunction des Bewegtwerdens der Kieme zu respiratorischen Zwecken (also etwa um das umgebende, an Sauerstoff erschöpfte Wasser zu wechseln) müsste sich so gesteigert haben, dass die Bewegung die Hauptsache würde, die Muskulatur sich entsprechend vermehrte, hierdurch auch die Knorpel, an denen sie sich inserirt, sich vergrößerten, die Innervation ebenfalls proportional zunähme, durch all das aber an der Grundlage der ursprünglich verwendeten Materialien keine andere als quantitative Änderung bewirkt würde.

Nun haben wir aber durch BALFOUR's und meine Forschungen und hinterher durch die fast aller nachfolgenden Autoren gelernt, dass nicht die ursprüngliche Kiemenmuskulatur, d. h. also nicht umgewandelte Seitenplattenabschnitte, sondern Myotommuskeln und die aus ihnen hervorsprossenden Muskelknospen die Flossenmuskulatur sowohl, wie die der Extremitätengürtel herstellen. (Von den durch FÜRBRINGER nachdrücklich hervorgehobenen M. trapezius und interscapularis wird nachher die Rede sein.) Wir haben weiter gesehen, dass nicht Seitenhornnerven des Kopfes, sondern Vorderhornnerven des Rumpfes die Flossen innerviren. Die Erkenntnis, dass es einen wichtigen genetischen Unterschied zwischen Kiemen- und Flossenmuskeln und -Nerven gäbe, bestand aber noch nicht, als die Archipterygiumtheorie ausgedacht ward — auch meine eigene oben angedeutete und im »Ursprung der Wirbelthiere« etwas weiter ausgeführte Ursprungshypothese der Flossen fußte auf dem Glauben, dass Extremitäten und Flossenmuskeln aus einer und derselben Localität herstammten — sie konnte also in gutem Glauben behaupten, durch relative Zunahme der Muskulatur und entsprechende Abnahme der Respirationselemente sei der Functionswechsel erfolgt, von dem die Rede ist.

Im Augenblick aber, wo erkannt ward, dass zwei Kategorien von Muskeln im Spiel waren, Seitenplatten- und Myotommuskeln, änderte sich der Stand des Problems und damit die Brauchbarkeit der Hypothese. Sie musste nun entweder fallen oder dadurch erweitert werden, dass man nachwies, wie die eine Kategorie der Muskeln allmählich der andern Platz gemacht habe. Ich sah zu letzterer Alternative weder einen Grund noch eine Möglichkeit — GEGENBAUR aber bemühte sich, im Zusammenhang mit seiner ursprünglichen Wanderungshypothese der hinteren Extremität bis in die Gegend des Afters, alle ontogenetischen Befunde umzudeuten und sie wohl oder übel sogar als Bestätigung dieser Wanderungshypothese erscheinen

Digitized by Google

zu lassen. Gegen diese Versuche richtete ich meinen Widerspruch um so entschiedener, als sie mir die Grundlagen des phylogenetischen Forschens zu erschüttern schienen — eine Anschauung, die ich auch noch heute habe, und die auch den eigentlichen Grund meiner gegen FÜRBRINGER gerichteten Kritik und Polemik bildet. GEGENBAUR und FÜRBRINGER sind anderer Meinung: da bleibt denn nichts übrig, soll nicht eine Seite die andere durch bloße traditionelle Autorität oder durch das Gewicht von allgemein verbreiteten Hand- und Lehrbüchern mundtodt machen, als *coram publico* in eine scharfe logisch-dialectische Debatte einzutreten. FÜRBRINGER freilich hält nichts von Dialectik[1]; darin unterscheidet er sich aber von dem Begründer des großen morphologischen Kopfproblems, um das wir seit einem Jahrhundert kämpfen, von GOETHE, der in »Sprüche in Prosa« 7. Abth., sagt: »Die Dialectik ist die Ausbildung des Widerspruchsgeistes, welcher dem Menschen gegeben, damit er den Unterschied der Dinge erkennen lerne.« Ganz im Einklang mit dieser Definition habe ich mich in den »Studien zur Urgeschichte« an mehr als einer Stelle bemüht, diesem Unterschied der Dinge so scharf, als es mir möglich war, zu Leibe zu gehen, und will nun auch hier den dialectischen Apparat zur Kritik der zum Beweise der Wanderung und Umwandlung der Kiemenbogen gebrauchten neuen Argumente in Bewegung setzen.

FÜRBRINGER beruft sich zur Unterstützung der Ansicht, dass die Extremitätengürtel ursprünglich Kiemenknorpel gewesen seien, auf die Beziehungen, in denen bei den niederen Vertebraten noch jetzt die der Kiemenathmung dienenden vorderen Visceralbogen zur Rumpfmuskulatur stehen. Dabei exemplificirt er offenbar auf die hypobranchiale Muskulatur, welche bis vorn an die Kieferbogen heranrückt, resp. auf die epibranchiale, welche als M. interbasales mit den mittleren Kiemenbögen verbunden ist. Ich acceptire diese Exemplification cum beneficio inventarii — eines Inventars, dessen genauere Feststellung indessen erst nachher vorgenommen werden soll. Weiter aber argumentirt er (pag. 171 Anm.): »Und hier lässt sich zugleich von diesen [scil. niederen] bis zu den höheren Wirbelthieren die ganze Entwicklungsreihe demonstriren, welche unter Aufgabe der alten respiratorischen Function und unter immer weitergehender Rückbildung der alten von Kopfnerven versorgten Kiemenmuskulatur mehr und mehr unter den überwiegenden Einfluss der spinalen Muskulatur gelangte. Für diese Kiemen sind auch

[1] Cf. in FÜRBRINGER's Werk über die Occipitalnerven pag. 675 Anm. seine sehr eigenthümlichen Erklärungen.

Digitized by Google

weitgehende caudalwärts gerichtete Wanderungen constatirt.« Man sieht es dem ganzen Tenor dieser Anmerkung an, dass sie als ein Paradigma für die Umwandlungsweise der zu Extremitätengürteln avancirten ehemaligen Kiemenbogen gelten soll: ähnlich soll man sich auch die allmähliche Verdrängung der ursprünglich vorhandenen Kiemenseitenplatten-Muskulatur durch die Myotom-Rumpfmuskulatur an den Extremitäten denken.

Wir haben nun zunächst festzustellen, dass — so weit ontogenetische Processe als beweisend anerkannt werden — die Kiemen- und Kieferknorpel anfänglich ohne Myotommuskulatur bestanden haben müssen, da die Ausdehnung der Occipitalsomite als hypobranchiale Muskulatur erst ziemlich spät bis an die vorderen Visceralbogen und nur an ihre ventralsten Partien gelangt. Wenn sie sich dennoch so oder so an die Knorpel inseriren, so ist das nicht gerade zu verwundern, sondern eher recht natürlich, da sie zu ihrer Action einen festen Stützpunkt, wenn er erreichbar war, auch sehr gut brauchen konnten. Aus dieser Insertion myotomer Muskeln an Unterkiefer resp. Hyoidknorpel wird man indess nicht zu schließen brauchen — auch FÜRBRINGER wird wohl solchen Schluss ablehnen — die Visceralknorpel seien überhaupt durch die Myotommuskeln hervorgerufen — sei es nun direct durch Insertion, sei es indirect durch Spannungswiderstände gegen Contraction — vielmehr werden wir zufolge der ontogenetischen Indicien annehmen, dass Visceralknorpel, durch die viscerale Muskulatur hervorgerufen, nachträglich auch der hypobranchialen Myotommuskulatur dienten, d. h. mit anderen Worten, mit Muskeln in Zusammenhang traten, die ihnen von Hause aus durchaus fremd waren und sie weder direct noch indirect hervorgerufen hatten.

Wenn aber die Insertion der hypobranchialen — und eben so die der epibranchialen — Muskulatur an Visceralknorpeln nicht beweist, dass dieselben als durch Myotommuskulatur hervorgerufen, resp. gleichzeitig und gleichörtlich mit ihr entstanden zu denken seien — wesshalb soll die Insertion einiger Trapezius- und Interscapularis-Bündel am Schultergürtel für die ursprüngliche Visceralbogennatur desselben beweisend sein? Konnte nicht — zumal bei den von FÜRBRINGER und Genossen so stark betonten Vorwärtswanderungen der Rumpfsomite — auch der Schultergürtel in die immer größere Nähe der ursprünglich beträchtlich vor ihm entstandenen Trapeziusmuskulatur gerathen sein, oder auch letztere bei gleichzeitiger caudalwärts gerichteter Ausdehnung des

Digitized by Google

Kiemenapparates nach und nach einige Bündel an den bereits vorhandenen, mit starker Myotommuskulatur versehenen, ja wahrscheinlich von ihr hervorgerufenen Schultergürtel inseriren? Was dem Einen recht, ist dem Anderen billig: die Insertion einiger Bündel oder selbst des ganzen Restes eines Visceralmuskels an dem Schultergürtel beweist eben so wenig die ursprüngliche Natur und Herkunft der letzteren als Visceralknorpels, wie die Insertion der epi- und hypobranchialen Muskulatur die Sklerotomnatur der Kiemen- und Kieferknorpel beweist, und die von FÜRBRINGER so scharf und so oft wiederholten, auf die Insertion des Trapezius pochenden Argumente sind, wie ich es auf pag. 218 der 21. Studie aussprach »irrig und phylogenetisch werthlos«, so lange FÜRBRINGER nicht den Beweis führen kann, dass der Schultergürtel auch in seiner Entstehung zum Trapezius in ähnlichen Beziehungen steht, wie die eigentlichen Visceralknorpel zu der visceralen Kiemen- und Kiefermuskulatur, ein Beweis, den er — das kann ich ihm aus genauer Kenntnis der Sachlage erwidern — uns schuldig bleiben wird.

Selbst wenn aber auch der Trapezius in uralten und sogar älteren Beziehungen zu dem Schultergürtel stünde, als die Myotom-Muskulatur der ganzen vorderen Extremität, oder recht eigentlich dann, müsste doch die knorplige Grundlage des Schultergürtels mit der der eigentlichen Kiemenknorpel übereinstimmen, mit ihr homogen sein. Dass FÜRBRINGER diese Nothwendigkeit gefühlt hat, geht aus der Betonung der »kleinen Relicten des visceralen Gebietes (Radienrudiment)« hervor, die ausdrücklich nicht aus dem Bindegewebe des Rumpfes durch die spinale Muskulatur herausgebildet, sondern aus dem Bereich der Visceralbogen übernommen und zu der neuen hohen Entfaltung geführt sein sollen.

Wenn nun aber die Entstehung der Extremitätengürtel und des Flossenskelettes nachweislich in einem Zellmaterial vor sich geht, das aus der parietalen Cölomlamelle herstammt — was bleibt dann für die Anhänger der Archipterygiumtheorie allein übrig?

Sie stehen vor der unausweichlichen Aufgabe, innerhalb dieses Zellmaterials, aus welchem Extremitätengürtel und Flossenstrahlen ihren Aufbau im Embryo herleiten, Elemente des Mesectoderms nachzuweisen, die als »Relicte des visceralen Gebietes« angesehen werden können, da nur durch einen solchen factischen Nachweis sich der letzte, noch übrig gebliebene vermeintliche Pfeiler der Archipterygiumtheorie als »fester Baustein« erweisen ließe. Misslingt dieser Nachweis — und das ist nicht zweifelhaft — so stürzt

Digitized by Google

dieses mit so fanatischem Eifer festgehaltene und vertheidigte Gedankenwerk der mit vergleichend-anatomischen Elementen arbeitenden Morphologie vor den Angriffen der Ontogenie definitiv zusammen und dürfte wohl unter seinen Trümmern auch ein gutes Stück der Prätensionen begraben, mit der die vergleichende Anatomie im Sinne der GEGENBAUR'schen Schule sich als überlegene Führerin für die in Irr- und Wirrsalen befangene Ontogenie ansah und anpries.

## II.

Die vorstehenden Seiten der Antikritik der FÜRBRINGER'schen Schrift waren bereits für den Druck fertiggestellt, als ich nach mehrmonatiger Abwesenheit von Neapel bei meiner Rückkehr zwei kleine Aufsätze von FRORIEP vorfand, auf die schon eine Anmerkung in FÜRBRINGER's Schrift hingewiesen hatte, die mich begreiflich gespannt darauf machte, wie FRORIEP sich zu der Frage des »Vorwanderns der Rumpfsomite« verhalten würde, zumal da nach FÜRBRINGER's Darstellung (l. c. pag. 249) »dieser Autor für eine in viel erheblicherem Grade stattfindende ontogenetische Vorwanderung der Rumpfsomite eintrete, als je zuvor von ihm oder BRAUS behauptet wurde«. Der Aufsatz, auf den FÜRBRINGER hinweist, ist der Abdruck eines unter dem Titel »Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes« auf der Anatomen-Versammlung in Halle 1902 gehaltenen Vortrages, während ein zweiter »Einige Bemerkungen zur Kopffrage« im 21. Bande des Anatomischen Anzeigers erschienen und zur Erläuterung des ersteren zu dienen bestimmt ist.

Ich habe nun freilich in diesen beiden Aufsätzen FRORIEP's eine Anschauungsweise dargestellt gefunden, die mit der von mir in der vorliegenden Studie bekämpften Auffassung von der doppelten Natur der Ganglienleiste und ihrem Sich-über-einander-Schieben in Einklang steht, aber nichts weniger als das »Vorwandern der Rumpfsomite«, vielmehr das Gegentheil behauptet, nämlich eine secundäre caudalwärts gerichtete Ausdehnung eines präspinalen Kopfabschnittes, welcher die Rumpfsomite in rostro-caudaler Richtung sogar zurückdrängt.

Ob die in diesen Aufsätzen dargelegten Anschauungen FRORIEP's wirklich Aussicht haben, allgemeingültig zu werden, möchte ich bezweifeln — sie sind aber sehr originell, und dürften die für alle Außenstehenden kaum mehr erfassbare Mannigfaltigkeit und Schwierigkeit der Interpretationen des »Kopfproblems« so steigern,

Digitized by Google

dass es geboten erscheint, schon an dieser Stelle einige kritische Betrachtungen vorzunehmen, die sich mir bei der Lectüre sofort aufgedrängt haben und aus der genauen Bekanntschaft mit den Entwicklungsphänomenen des Vorderkopfes der Selachier hervorgehen, wie sie die nächsten »Studien zur Urgeschichte« über Mandibular- und Prämandibularhöhle im Einzelnen darlegen werden.

In der That kommt FRORIEP's Vorstellungsweise mit derjenigen FÜRBRINGER's so weit überein, dass am Kopf Visceralbogen bestehen sollen, welche keine zugehörigen dorsalen Mesoblasttheile haben, sich vielmehr secundär unter dorsale Urwirbelreihen drängen und mit dem aus deren Auflösung hervorgehenden parachordalen Mesenchym unmittelbar verbinden. Nach FRORIEP's Auffassung sind es aber die visceralen Theile, welche sich unter die dorsalen schieben, während GEGENBAUR, FÜRBRINGER und BRAUS die dorsalen sich über die visceralen hinüberschieben lassen. FRORIEP sagt in seinem zweiten Aufsatz (Anat. Anz. pag. 550):

»Es entsteht dadurch der Anschein, als ob sie [nämlich die als secundäres Kopfmesoblast zusammengefassten Visceralbogen, vom dritten ab] die primitive Seitenplatte zu jenen Urwirbelbezirken darstellten. Bei genauerer Prüfung zeigt sich, dass dies eine Täuschung ist. Das dichtgefügte Gewebe der Visceralbogen setzt sich gegen das Parachordalgewebe stellenweise recht scharf ab; besonders die Zellenstränge, in deren Achse später die Visceralbogenhöhlen erscheinen, bilden je an ihrem dorsalen Ende eine tamponähnlich abgerundete Verdickung, welche, dem caudal gerichteten Wachsthum entsprechend, in dieser Richtung um die nächstfolgende Visceraltasche ein wenig umgebogen, ihre differente Natur gegenüber dem im dorsalen Gebiet sich anschließenden Mesenchym deutlich bewahrt.

»Schwieriger ist die Analyse innerhalb des ventralen Gebietes selbst. Was aus der zu der occipitalen Urwirbelreihe hinzugehörigen Seitenplatte wird, ob sie von dem sich ausbreitenden präspinalen Mesoblast absorbirt, so zu sagen in Dienst genommen, oder aber einfach caudalwärts verdrängt wird, das ist nicht klar ersichtlich. Da aber die beiderlei Bildungen zunächst nur aus Mesenchym bestehen, so wird man eine gegenseitige Abgrenzung derselben kaum erwarten dürfen. Eine solche kommt erst später zu Stande durch die Differenzirung der Visceralbogenhöhlen mit ihren Wandungen einerseits, andererseits durch die ventral auswachsenden Urwirbelfortsätze zur Hypoglossusmuskulatur. In diesen späteren Entwicklungsperioden erhält man den sehr überzeugenden Eindruck, dass die

Digitized by Google

occipitale Seitenplatte in ihrer Totalität caudalwärts verdrängt ist und sich nur in rudimentärer Existenz erhält, den Visceralbogencomplex in caudal-convexem Bogen umgreifend, als eine Mesenchymbahn, in der die genannten rudimentären Muskelknospen sowie die zu diesen gehörigen occipitalen Spinalnerven ihren Weg nehmen, so weit sie überhaupt noch zur Entwicklung oder wenigstens zur Anlage gelangen.«

In den vorstehenden Worten ist die Essenz des vermeintlich Thatsächlichen enthalten, worauf — meiner Meinung nach — die ganze Auffassung FRORIEP's sich stützt, an welche desshalb auch die Kritik anzuknüpfen hat, um sie auf ihre Richtigkeit zu erproben, eventuell zu bekämpfen und zu widerlegen.

FRORIEP erblickt den Beweis für die Annahme, dass die Visceralbogen nicht zu den darüber liegenden Urwirbelbezirken gehören, in der Thatsache, dass das dichtgefügte Gewebe der Visceralbogen sich gegen das Parachordalgewebe stellenweise recht scharf absetze. Nun giebt es aber zu einer Zeit, da die Urwirbel mit den Seitenplattenelementen unzweifelhaft in Zusammenhang stehen, noch kein »dichtgefügtes Gewebe der Visceralbogen«, wohl aber »Parachordalgewebe«. Ersteres tritt erst auf, wenn mesectodermatische Zellmassen auf der Außenseite und auch rostral- und caudalwärts neben den mesodermatischen Zellmassen sich hinabschieben, welche durch die Vorwölbung der Kiemensäcke überhaupt erst zu »Visceralbogen« gemacht werden. Die Untersuchung hätte also einsetzen müssen, ehe überhaupt »dichtgefügtes Gewebe der Visceralbogen« zu Stande kommt, d. h. bei *Torpedo ocellata*-Embryonen von weniger als 4 mm Länge; setzt sie dann ein, so würde sie zweifellos feststellen können, dass eine Verschiebung der Seitenplattenelemente gegenüber den darüber liegenden Urwirbeln nur in so fern stattfindet, als durch die halbkugligen Vorwölbungen der Kiemensäcke und ihre Verbindung mit dem Ectoderm zur Bildung der Kiemenspalten das ursprünglich zwischen beiden liegende Mesoderm verdrängt und theils frontal, theils caudal »verschoben«, d. h. zu den eigentlichen Visceralbogen zusammengedrängt wird, dass aber die Seitenplatten ohne Unterbrechung mit der darüber liegenden Urwirbelreihe, resp. dem allmählich sich ausbreitenden Sklerotommesenchym am Kopfe eben so wie am Rumpfe in Zusammenhang stehen. Erst in späteren Stadien (von wenigstens 4 mm Länge), wenn das Mesectoderm aus der Ganglienleiste in die Visceralbogen hinabwandert, lösen sich die Seitenplattenabschnitte langsam von den darüber befindlichen, ihnen zugehörenden Urwirbel-

Digitized by Google

gruppen ab und erlangen jene selbständige Gestalt, welche sich noch später durch die tamponähnlich abgerundete Verdickung auszeichnet, von der FRORIEP spricht. Sind sie einmal abgelöst von den ihnen ursprünglich zugehörigen Urwirbeln, und haben sich ihre Zellen zu den epithelartig erscheinenden Röhren oder Schläuchen angeordnet, aus denen später die Kiemen- und Kiefermuskulatur hervorgeht, so schieben sie sich allerdings mit der Vergrößerung der Kiemensäcke, der Ausgestaltung der Muskulatur und der colossalen Zunahme des Mesectodermgewebes caudalwärts und verschieben sich in ihrer Lagerung gegenüber den ihnen ursprünglich zugehörenden Urwirbeln um so stärker, je mehr diese sich verkleinern oder aber völlig auflösen, ohne Muskeln aus sich zu bilden. Diese Verschiebung gebe ich also bereitwillig zu, sehe aber als actives Element, eben so wie FRORIEP, die Kiemenregion, nicht wie GEGENBAUR, FÜRBRINGER und BRAUS die Urwirbel an, welche freilich eine Concentration hauptsächlich dadurch erleiden, dass ihre Elemente sich zu Mesenchym auflösen, da sie als Muskeln an der festen Schädelbasis keine Verwendung mehr finden.

FRORIEP hat mit Recht betont, dass zwischen dem »dichtgefügten Gewebe der Visceralbogen« und dem »Parachordalgewebe« stellenweise recht scharf betonte Grenzen oder Gegensätze sich zeigen; das liegt aber meines Erachtens nicht an der horizontal vor sich gehen sollenden »Verschiebung«, sondern an dem völlig geschiedenen Ursprunge der beiden Zellmassen: die einen sind ectodermatisch und stammen von der Ganglienleiste her, die anderen sind mesodermatisch und stammen von den Sklerotomen der Urwirbel ab; ihr plasmatisches Gefüge dürfte sich bei feinerer histologischer Untersuchung als verschieden herausstellen, wie sie denn auch, äußerlich betrachtet, einen verschiedenen Anblick gewähren, zumal in den Anfangsstadien.

Wenn FRORIEP es im weiteren Verlauf seiner Argumentation schwierig findet, nachzuweisen, was aus den ursprünglich den Urwirbeln des Kopfes zugehörigen Seitenplatten wird, nachdem die als secundärer Kopfmesoblast angesehenen Visceralbogen sich caudalwärts unter eben diese Urwirbel geschoben haben sollen, so glaube ich gern, dass er über den Verbleib dieser Seitenplatten nicht Auskunft geben kann. Wenn aber Schritt für Schritt die Entwicklung jedes einzelnen Visceralbogens rückwärts verfolgt wird, so lässt sich mit vollster Sicherheit feststellen, dass die späteren Muskelschläuche eben dieser Visceralbogen aus den mesenchymatösen Elementen eben dieser ursprünglichen Seitenplatten selbst sich aufbauen, somit aller-

Digitized by Google

dings »in Dienst genommen«, aber nicht »absorbirt« werden und noch weniger zu verschwinden brauchen. Verdrängt werden diese Muskelschläuche mitsammt den übrigen Elementen der Kiemenregion: ihr am weitesten caudalwärts liegender Abschnitt ist der M. trapezius, der sich später indess, nachdem er mit der gesammten Kiemenregion erst caudalwärts verschoben ward, von Neuem rostralwärts bis in die Kiefergegend ausdehnt, worüber ich gelegentlich an anderer Stelle genauere Angaben zu machen gedenke.

Ich hoffe, FRORIEP wird bei erneuter Untersuchung finden, dass die Hypothese eines sich über den Rumpf hinüber stülpenden präspinalen Kopfabschnittes einen, wie ich glaube, überflüssigen Umweg zur Erklärung der allerdings unerhört complicirten Veränderungen, Verschiebungen und Concentrationen der morphologischen Elemente des Wirbelthierkopfes, dieses complicirtesten aller organischen Gebilde, bildet, wird aber desshalb die Hoffnung nicht aufgeben, dass das Kopfproblem doch lösbar sei und auf dem Wege unermüdlicher, ontogenetischer Analyse gelöst werden kann, und gelöst werden wird.

Auf eine Reihe anderer, z. Th. sehr wichtiger Angaben FRORIEP's gedenke ich ausführlich einzugehen in den umfangreichen Studien über die Mandibular- und Prämandibularhöhlen, deren Vorbereitung für den Druck mich jetzt beschäftigt.

## III.

Vor dem Abschluss des Druckes dieser Studie geht mir noch das Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou (2) Tome 15 No. 3 u. 4 zu, in welchem N. K. KOLTZOFF unter dem Titel »Entwicklungsgeschichte des Kopfes von *Petromyzon Planeri*, ein Beitrag zur Lehre von der Metamerie des Wirbelthierkopfes« eine bereits in russischer Sprache gedruckte, ausführliche Arbeit durch Übersetzung ins Deutsche allgemein zugänglich macht.

Gleich im Anfang (pag. 261) nimmt KOLTZOFF mit folgenden Worten Bezug auf meine im vorigen Jahre erschienenen Studien 18—21: »Mein Werk war bereits in russischer Sprache gedruckt, als die Untersuchungen DOHRN's über die Entwicklung der Occipitalregion bei verschiedenen Selachiern erschien. ... DOHRN verwirft das Schema des Selachierkopfes, welches VAN WIJHE gegeben hat und findet, wie früher, mehrere Somite dort, wo VAN WIJHE und dessen Anhänger nur ein Somit abbilden ... DOHRN sieht diejenigen Gebilde, welche VAN WIJHE für Kopfsomite hält; doch beobachtet er

Digitized by Google

größtentheils in diesen Somiten Spuren des Zerfalls in kleinere segmentale Gebilde. Daraus folgt der Schluss: folglich sind die Somite v. WIJHE's Polymere. Beim Neunauge finde ich ebenfalls die v. WIJHE'schen Somite in voller Zahl und in vollkommen deutlicher Form — einer so deutlichen, dass in der Mehrzahl der Fälle man von einer Polymerie derselben nicht reden kann. Und ich schließe daraus: folglich sind die Eintheilungen, welche DOHRN findet, secundären Ursprungs.«

»Mir scheint, dass meine Arbeit zu gelegener Zeit neben der Arbeit DOHRN's erscheint. Nach der Untersuchung DOHRN's könnte es scheinen, dass die Theorie v. WIJHE's verworfen werden müsse, als unanwendbar auf die Selachier, die einzigen Vertebraten, bei welchen bis jetzt eine vollständige Reihe von Kopfsomiten festgestellt war. Doch stelle ich noch ein neues Object ins Feld — das Neunauge, bei welchem ich eine vollständige Reihe von Kopfsomiten sehe, welche für dieses Mal, wie ich denke, nicht polymer sind. Vom Leser hängt es ab, welchen Gründen — den negativen DOHRN's oder den meinigen, positiven, eine größere Bedeutung beizumessen ist.«

Ich habe in den letzten Jahren von Neuem, wie KOLTZOFF, der Entwicklungsgeschichte von *Ammocoetes* eingehendstes Studium gewidmet und werde seiner Zeit die Resultate desselben vorlegen: sie differiren sowohl was die thatsächlichen Befunde, als in noch höherem Grade, was ihre Auffassung angeht, recht beträchtlich von den Ergebnissen des russischen Forschers, nicht nur in Bezug auf die Mesoderm-Somite, sondern auch in anderen wichtigen Fragen. Der Leser, an dessen Entscheidung KOLTZOFF appellirt, wird aber auf die Darlegung dieser Arbeitsresultate nicht warten wollen, desshalb möchte ich mir schon hier erlauben, darauf hinzuweisen, dass KOLTZOFF den Unterschied seiner und meiner Auffassung nicht ganz der Sache gemäß ausdrückt, wenn er sagt: ich beobachtete in den Gebilden, welche VAN WIJHE für Kopfsomite hält, »Spuren des Zerfalls in kleinere segmentale Gebilde«. Nicht Zerfall habe ich beobachtet, sondern die Anlagen und Andeutungen zahlreicherer kleiner ursprünglicher Somite, welche bei anderen Selachiern zu wenigeren größeren zusammengefasst werden. Ich habe mich dabei wesentlich auf *Torpedo* gestützt. KOLTZOFF widmet den Verhältnissen bei *Torpedo* nur die Bemerkung: »Einige Forscher (DOHRN 1890, KILLIAN 1891, PLATT 1891, zum Theil SEVERTZOFF 1898, BRAUS 1899) meinen, dass das von v. WIJHE als einzelnes, viertes Somit beschriebene Gebilde thatsächlich als Homologon zweier und sogar mehrerer Somite erscheint. Jedoch



Digitized by Google

sorgfältigere Untersuchungen HOFFMANN's 1898 und NEAL's 1898 zwangen uns, zu den Ansichten v. WIJHE's zurückzukehren.« Und in einer Anmerkung auf derselben Seite heißt es: »SEVERTZOFF drückt sich in dieser Hinsicht sehr vorsichtig aus, indem er nur in dem Fall es für möglich hält, eine Polymerie des vierten Somites bei den Haien einzuräumen, wenn die Beobachtungen Miss PLATT's über dessen Polymerie bei *Acanthias* bestätigt werden würden, was in der That nicht geschehen ist. Er behauptet nur, dass bei *Torpedo* topographisch dem vierten Somit der Haie zwei Somite entsprächen, unter der Voraussetzung, dass als hauptsächlichste Ursache dafür bei den Rochen eine secundäre Verschiebung der Somite nach vorn stattfindet. Da aus der Arbeit SEVERTZOFF's erhellt, dass die Entwicklung des Kopfes der Rochen zweifellos einige secundäre Eigenthümlichkeiten besitzt, so werde ich mich in meiner weiteren Darstellung hauptsächlich auf die Vergleichung des Kopfes der Neunaugen mit dem Kopfe der Haie beschränken, die Rochen bei Seite lassend.«

Diese Argumentation ist ursprünglich russisch und zu einer Zeit geschrieben worden, als meine Studien 18—21 noch nicht veröffentlicht waren; dass aber KOLTZOFF seitdem keinen Grund gefunden hat, seine Meinungen zu ändern, geht aus dem Anfangs citirten Appell an den Leser hervor. Was die »zweifellos secundären Eigenthümlichkeiten« der Entwicklung des Kopfes der Rochen betrifft, so wäre ich recht neugierig, zu erfahren, wann und wo KOLTZOFF dieselben gefunden, und wie er sie als »zweifellos secundäre« erweisen zu können glaubt: dass es seiner Auffassung von der Gliederung des Kopfes von *Petromyzon* bequemer ist, sich auf die Haie zu beziehen, will ich gern glauben, und vergliche er sie z. B. mit Embryonen von *Galeus canis*, der die größten und abgerundetsten Occipital-Urwirbel aufweist, die ich bisher gesehen, so würde er meine Zweifel an der Ursprünglichkeit derselben gar nicht begreifen können.

Aber die Verhältnisse von *Torpedo* lassen sich nicht so cavalièrement bei Seite schieben, um so weniger, als FRORIEP in seiner letzten Publication die große Zahl der von mir beschriebenen und von KILLIAN bestätigten Kopf-Urwirbel bei *Torpedo* von Neuem bestätigt und darin keineswegs »secundäre Eigenthümlichkeiten« erblickt. Vielleicht wird allmählich das Studium der *Torpedo*-Entwicklung allgemeiner und damit dann auch eine Änderung in der Auffassung der ursprünglichen Anlage des Kopfmesoderms herbeigeführt werden. Dann würde die Concentration der Somite bei den Haien als das »Secundäre«,

Digitized by Google

ihre von Hause aus größere Anzahl bei den Torpedines aber als das Primäre zu gelten haben.

Indess, auch intra muros der *Ammocoetes*-Entwicklung dürfte die KOLTZOFF'sche Auffassnng und Zählung nicht unbeanstandet bleiben; das geht aus der Differenz in der Zählung der Vorderkopfsomite hervor, die zwischen GOETTE's Darstellung aus dem Jahre 1890 und der KOLTZOFF'schen besteht, wie KOLTZOFF selbst in durchaus unparteiischer Weise angiebt (l. c. pag. 292). Es wird dort von dem dritten Somit (also dem des Rectus externus) gesagt: »GOETTE hält dasselbe für das Homologon nicht eines sondern zweier Somite aus dem Grunde, weil man auf tieferem Schnitt, wie auch in einem früheren Stadium hier zwei Erweiterungen im Lumen der noch nicht in Somite gegliederten vorderen Mesodermmasse bemerkt. Ähnliche unregelmäßige und unbeständige Erweiterungen bemerkte auch ich hier und da auf meinen Präparaten. Doch ich denke, dass wir nur dann berechtigt sind, von echten Somiten zu reden, wenn wir solche deutlich gesonderte Gebilde vor uns haben, wie in meiner Fig. 22*a* und in Fig. 23 und 25*b* späterer Stadien und in Fig. 44 GOETTE's; in solchem Falle können wir nicht zweifeln, dass zwischen dem Dorsalende des ersten Visceralsackes und dem vierten Somite einzig und allein das dritte Somit liegt.«

Es sind eben gerade solche Fälle, die den Zweifel und eventuell verschiedene Auffassungen über das, was wir berechtigt sind, als echte Somite anzusehen, hervorrufen: wer nur die Segmentirung von *Pristiurus* oder gar *Galeus canis* gesehen hat, wird, wie gesagt, nicht begreifen, wie man von verschmolzenen Somiten im Vorderkopf reden kann; wer *Acanthias* und *Scyllium catulus* untersucht hat, wird sonderbare Variationen finden und nicht wissen, was er davon zu halten hat; wer aber *Torpedo ocellata* und *marmorata*, womöglich auch einige *Raja*-Embryonen in den richtigen Stadien beobachtet hat, der wird eben über den Zweifel weg zu einer anderen Auffassung gelangen, aus der sich dann ergeben dürfte, dass nur durch Vergleichung vieler benachbarter Arten und Stadien überhaupt die Einsicht gewonnen werden kann, ob Verschmelzung ursprünglich geschiedener oder Theilung ursprünglich einheitlicher Metameren anzunehmen sei. Wäre aber auch bei den Embryonen von *Ammocoetes* kein unmittelbarer Anlass geboten, an der primären Einheitlichkeit der drei Vorderkopf-Metameren, die KOLTZOFF beschreibt, zu zweifeln, so bliebe doch immer noch zu untersuchen, ob nicht aus der Anlage und



Digitized by Google

Gestaltung anderer Organe auf eine Concentration auch des Kopfmesoderms geschlossen, dieselbe wenigstens als nicht unwahrscheinlich angenommen werden könne. Solchen Concentrationserscheinungen anderer Organe würde eine gewisse Bedeutung auch für die Beurtheilung der Befunde des Mesoderms beizumessen sein, sobald ein begründeter Zweifel entsteht, ob der unmittelbar vorliegende, beobachtbare Thatbestand verschiedenartige Interpretation zulässt. Dass aber solche Concentrations- und Reductionsprocesse in außergewöhnlichem Maße bei der Gestaltung des *Ammocoetes*-Kopfes eingewirkt haben und schon in den frühesten Stadien der Entwicklung nachweisbar sind, das gedenke ich an anderer Stelle ausführlich zu begründen.

Ich muss es mir hier versagen, auf andere Gesichtspunkte und Angaben der inhaltreichen Arbeit KOLTZOFF's einzugehen, möchte aber noch hervorheben, dass KOLTZOFF sich durchaus für die Existenz des aus der Ganglienleiste herstammenden Mesectoderms erklärt, wenn er auch nicht mit Bestimmtheit behauptet, dass die Branchialknorpel daraus geformt seien, für welche er vielmehr, wie KUPFFER, eine »Abspaltung« vom Ectoderm annimmt.

---

## Buchstabenerklärung.

*Add* Adductor der Kiemenmuskulatur.
*Ao* Aorta.
*Ch* Chorda.
*Comm* Commissur der Ganglienleiste zwischen Vagusplatte und Rumpf.
*Constr* Constrictor der Kiemenmuskeln.
*D* Darm.
*Fac.Pl* Facialisplatte.
*Gef* Cerebrospinalgefäße.
*Gl.B* Glossopharyngeusbogen.
*Gx* Ganglienzellen.
*H* Herz.
*Hy.H* Wandungen und Höhle des Hyoidbogens.
*Kn.Str* Knorpelradien des Kiemenskeletts.
*III.Kopfh* dritte Kopfhöhle der Autoren.
*Md* Mundspalte.
*Md.H* Mandibularhöhle.
*Mesect* Mesectoderm.
*M.F* Muskelfasern.
*N.H* Nachhirn.
*O.Bl* Ohrblase.
*Pl.Ac* Acusticus-Placode.
*Praem.H* Prämandibularhöhle.
*Ps.Br* Pseudobranchialrinne.
*Qu.Comm* Quercommissur der Branchialvenen.
*s—w* gleichnamige Occipitalsomite.
*Sin.ceph* Sinus cephalicus.
*IV.Som* IV. Somit der Autoren.
*Sp.Ggl* Spinalganglion.

Digitized by Google

*Spr.Art* Spritzlocharterie.
*Spr.Sp* Spritzlochspalte.
*Thy* Thyreoidea.
*Tr.Pl* Trigeminusplatte.
*V.D* Vorderdarm.
*Vd.H* Vorderhirn.
*V.K* Vorderkopf.

---

## Tafelerklärung.

### Tafel 24.

Fig. 1—16. *Torpedo ocellata.* Querschnitte durch einen Embryo von 4 mm Länge. XXXVIII 205.

Diese Schnitte zeigen zugleich den Ursprung der Kopfganglienleiste und das allmähliche Hinabsteigen ihrer Zellen in die Visceralbogen.

Fig. 1. XXXVIII 205, I 15. Querschnitt durch Vorder-, Zwischen- und Mittelhirngegend, frontalwärts von der Augengegend. Bei *a* ist eine Partie der Ganglienleistenzellen zu sehen, welche dem von Miss PLATT sogenannten Nerv. thalamicus entspricht. Bei *Tr.Pl* hat man es schon mit dem vordersten Theil der Trigeminusplatte zu thun. Man sieht, wie diese Zellen aus dem Medullardach hervorquellen und zu gewissem Theile auch die äußersten Zellen der Medullarwülste zur Mitwirkung an der Bildung der Ganglienleiste bringen. Vergr. 130.

Fig. 2. II 8. Dieser Schnitt geht durch Nachhirn (*N.H*), Sinus cephalicus (*Sin.ceph*) und Vorderhirn (*Vd.H.*). Er trifft die durch die Hirnbeuge umgebogene Chordaspitze (*Ch*) und die zwischen Sinus cephalicus und dem Vorderhirn in der späteren infundibularen Gegend lagernden Zellmassen der Prämandibularhöhle (*Praem.H*). Von der Mandibularhöhlenzellmasse sind die hinteren Reihen getroffen (*Md.H*), welche theils zu dem späteren M. rectus externus sich umwandeln, theils durch Histolyse zu Grunde gehen, und die vorderen ($Md.H_2$), welche in die Seitenplatten übergehen und zum Bezirk des späteren Adductor mandibulae gehören. Außen von ihnen liegen Ganglienleistenzellmassen (*Tr.Pl*), welche zur Trigeminusplatte, resp. zum Mesectoderm des Kieferbogens gehören. Das Nachhirn (*N.H*) ist frontalwärts von der Ohrblase getroffen, aus ihm geht die Facialisplatte (*Fac.Pl*) hervor, wiederum aus dem Medullardach. Vergr. 130.

Fig. 3. II 12. Dieser Schnitt liegt nicht weit hinter dem vorigen. Er trifft bei *V.D* die vorderste Wand des Kopfdarmes, rechts und links von ihm die Durchschnitte der Gefäße des Mandibularbogens (*Spr.Art*), die später als Spritzlocharterien zu erkennen sind, daneben bei *Md.H* Theile der Seitenplatte der Mandibularhöhle, bei *Praem.H* das vorderste unpaare Stück der Prämandibularzellmasse, davor die Kuppe des Vorderhirns (*V.D*). Bei *III.Kopfh* ist ein Stück der von den Autoren als 3. Kopfhöhle beschriebenen Urwirbelreihe des Vorderkopfes getroffen, dazwischen bei *Ch* die Chorda. Bei *Tr.Pl* sieht man

Digitized by Google

die Ganglienleistenzellmasse der Trigeminusplatte neben den Zellen der Mandibularhöhlenseitenplatten in die Mandibularbogen als Mesectoderm hinabsteigen. Vergr 130.

Fig. 4. II 17. Der Schnitt ist durch den Anfang der Ohrverdickung (*O.Bl*) gegangen, daneben trifft er die Facialisplatte (*Fac.Pl*). Neben der Chorda liegen die bereits in mesenchymatöse Auflösung übergegangenen Urwirbelreste (*So.IV*), welche nach VAN WIJHE'schem Schema mit IV bezeichnet werden müssten. Der Darm (*D*) ist vor dem Durchbruch des frontalen Endes der Mundspalte getroffen, auf beiden Seiten will die Spritzlochspalte (*Spr.Sp*) durchbrechen. Vom Vorderkopf (*V.K*) ist nur noch die äußerste Kuppe des Ectoderms getroffen. Bei *Md.H* sieht man den Muskelschlauch der Seitenplatten der Mandibularhöhle, nach innen davon das Gefäß (*Spr.Art*) der Spritzlocharterie; außen, also zwischen Muskelschlauch und Ectoderm, ist das (*Mes*) Mesectoderm der Trigeminusplatte weiter vorgeschritten und beginnt so eben von außen und oben her den Muskelschlauch und den Arterienbogen zu umwachsen, was besonders deutlich auf der linken Seite bei *Mes.1* und bei *Mes.2* zu erkennen ist. Vergr. 130.

Fig. 5. II 20. Wenige Schnitte weiter trifft man dieselben Verhältnisse, sieht aber, wie die Ohrverdickung das Herabsteigen der Zellmassen der Ganglienleiste unterbricht, so dass sie zum Theil auf und neben dem Dache des Medullarrohres liegen bleiben. Die Mundspalte (*Md*) ist noch geschlossen, eben so die Spritzlochspalte (*Spr.Sp*). Das Mesectoderm setzt sich noch in der Umgebung des Muskelschlauches der Mandibularhöhle fort. Vergr. 130.

Fig. 6. II 26. Das Auszeichnende dieses Schnittes gegenüber dem vorigen besteht neben den Placodenzellen (*Pl.Ac*) des späteren Acusticus aus dem Aufhören der Mesectodermzellen des Mandibularbogens, welche, auf beiden Seiten ungleichmäßig fortschreitend, rechts aufhören, während sie links noch in größerer Zahl vorhanden sind. Vergr. 130.

Fig. 7. IV 19. Dieser Schnitt geht durch die Occipitalregion und zeigt die Kopfganglienleiste an ihrer hinteren Grenze; es laufen aber noch auf beiden Seiten Mesectoderm- oder Nervenzellen außen von den Urwirbelwandungen ventralwärts. Der Ursprung der Ganglienleiste bleibt nach wie vor auf das Medullardach und die benachbarten Kuppen der Medullarwülste beschränkt. Vergr. 130.

Fig. 8. IV 23. Der Schnitt geht durch die Occipitalgegend und trifft links die Commissur (*Comm*), d. h. also den Theil der Kopfganglienleiste, welcher den Übergang zur Rumpfganglienleiste bildet, und aus dem später die Fasern des Accessorius hervorgehen, welche den M. trapezius innerviren. Rechts geht noch eine letzte Reihe Mesectodermzellen ventralwärts außen von dem Urwirbel. Vergr. 130.

Fig. 9. IV 27. Der Schnitt geht wiederum durch die Occipitalgegend: auf beiden Seiten ist die Commissur (*Comm*) getroffen, keine Spur ventralwärts gerichteter Mesectodermzellen ist mehr vorhanden. Die Ganglienleistenzellen nehmen sämmtlich ihren Ursprung aus dem Medullardache und den unmittelbar benachbarten terminalen Partien der Medullarwülste. Vergr. 130.

Fig. 10. V 18. Der Schnitt geht durch den eigentlichen Rumpf, wie die verkleinerte Fig. 10b durch die Conformation von Urwirbeln und Darm-

Digitized by Google

stiel erweist. Die Zellen der Ganglienleiste sind auf Fig. 10a genau copirt: man wird keinen Unterschied in der Constitution oder im Ursprung gegenüber den vorhergehenden Figuren, welche die Kopfganglienleiste darstellen, finden. Fig. 10b Vergr. 47, Fig. 10a Vergr. 360. Dasselbe gilt von

Fig. 11. V 27, welcher Schnitt durch die Mitte des Rumpfes geführt ist. Die Ganglienleistenzellen reichen auf beiden Seiten erst bis auf das obere Drittel des Medullarrohres. Fig. 11a Vergr. 360, Fig. 11b Vergr. 47.

Fig. 12. VI 1. Dieser Schnitt zeigt die Ganglienleiste im Beginn ihrer Wucherung; ihre Zellen gehen aber ausschließlich aus dem Medullardach hervor. Vergr. 360 resp. 47.

Fig. 13. VI 13. Noch weiter caudalwärts liegender Schnitt, an dem eine Betheiligung der terminalen Zellen der Medullarwülste an der Production der Ganglienleistenzellen wahrzunehmen ist. Es bleibt aber zweifelhaft, ob die bei *a* sich findende Wucherung nicht etwa ein Eingesperrtwerden der vom Medullardach herstammenden Zellen in den Contour der Medullarwülste bedeutet, wie das auch an der Kopfganglienleiste, zumal in der Ohrgegend, beobachtet wird. Vergr. 360 resp. 47.

Fig. 14—16. VI 17, 21, 32. Zeigen die Abnahme der Ganglienleistenbildung, welche die Gegend der Vornierenbildung caudalwärts eben erst erreicht hat. Vergr. 360 resp. 47.

## Tafel 25.

Fig. 1—4. Querschnitte durch den Vorderkopf eines *Torpedo ocellata*-Embryos XXXVIII 208 von 3 mm Länge, den Anfang der Ganglienleistenbildung zeigend. Medullarrohr bereits durchgehend geschlossen, nur der vordere Neuroporus (Fig. 3 u. 4) ist noch offen. Die Wucherung des Medullardaches zur Erzeugung der Ganglienleiste reicht nur bis in die Occipitalgegend. Vergr. 130.

Fig. 1. I 11. Schnitt durch Zwischenhirn und Vorderhirn. Die Wucherungen der Ganglienleiste zeigen sich am weitesten vorgeschritten auf dem Dache des Zwischen- und Mittelhirns, die vorderen Partien (M. thalamicus von Miss Platt) haben aber, wie

Fig. 2. I 22 erweist, noch nicht die Augenwölbungen des Vorderhirns erreicht. Bei

Fig. 3. I 28 sieht man die Zellen der Ganglienleiste bis an die vordersten Zellen der Mandibularhöhle herabsteigen, aus welcher theils der M. obliquus superior, theils bindegewebige Producte hervorgehen. Während die Facialisplatte bis auf $^3/_4$ der Höhe des Medullarrohres hinabgestiegen ist, zeigt

Fig. 4. II 23 die Vagusplatte erst im Entstehen begriffen.

Fig. 5—7. Querschnitte durch einen noch jüngeren *Torp. ocellata*-Embryo XXXVIII 211 von kaum 3 mm Länge, dessen Medullarrohr fast durchgehends noch offen ist und nur am Zwischenhirn und an den mittleren Rumpfpartien hier und da den Anfang der Schließung aufweist. Vergr. 130.

Fig. 5. I 13 zeigt den Beginn der Ganglienleiste am Zwischen- und Mittelhirn.

Digitized by Google

Fig. 6. I 25. Lässt noch eine Spur von Lockerung und Wucherung des Hirndaches erkennen, aber in die Nähe der auf der linken Seite erkennbaren vordersten Zellen der Mandibularhöhle (*Md.H*) ist keine Ganglienleistenzelle vorgedrungen.

Fig. 7. II 20. Ein Schnitt aus der vorderen Vagusgegend, noch ohne jede Spur von Ganglienleistenbildung.

Fig. 8—13. Querschnitte durch einen Embryo von *Torp. ocellata* (XXXVIII 189) der ca. 3 mm Länge misst, in seiner Entwicklung aber zwischen den Embryonen XXXVIII 208 und 205 (Taf. 25 Fig. 1—4 u. Taf. 24) steht. Vergr. 130.

Fig. 8. I 18. Schnitt durch die obere Augengegend. Die Zellmassen des sog. N. thalamicus reichen bis über die Augenblase hinab.

Fig. 9. II 5. Schnitt durch Nachhirn und Vorderhirn, Mandibular- und Prämandibulargegend. Der Schnitt gleicht demjenigen auf Taf. 24 Fig. 2.

Fig. 10. II. 20. Schnitt durch die Facialisgegend. Keine Mesectodermzellen an den Seitenplattenschläuchen der Mandibularhöhle.

Fig. 11. III 5. Schnitt durch die Ohrblasengegend. *Spr.Sp* Spritzlochsack, der aber noch nicht durchbricht. *Md* Mundspalte, die auch noch nicht durchbricht. *Hy.H* Seitenplattenzellen des Hyoidbogens. *So.V* Prootisches Somit V der Autoren.

Fig. 12. III 27. Schnitt durch die mittlere Vagusgegend. *H* Herz.

Fig. 13. IV 27. Schnitt durch die vorderste Rumpfgegend. *Ao* Aorta. Beide letzteren Schnitte zeigen keine Verschiedenheiten im Ursprung der Ganglienleiste.

## Tafel 26.

Fig. 1—8. Horizontalschnitte durch die Occipitalgegend eines Embryos von *Torpedo ocellata* (XXXVIII 124) von 7 mm Länge zur Demonstration eines Vagus-Spinalganglions.

Fig. 1. II 1. Horizontalschnitt durch die linke Seite der Occipitalsomite *s—w* und zugehörigen Theile der Ganglienleiste. Situationsbild. *Vg* Vagusplatte, *Comm* Commissur von der Vagusplatte zur *Sp.Ggl* Spinalganglienleiste, *u.v.w* Occipitalsomite. Vergr. 190.

Fig. 2. II 4. Dieser Schnitt zeigt den Übergang der Commissur *Comm* in den hintersten Theil der Vagusplatte. Der Urwirbel *u* ragt mit seiner caudalen Partie außen und hinten von der Vagusplatte vor (vgl. Fig. 1), zieht aber, die Commissur kreuzend und ventral von ihr verlaufend, mit seinen vorderen Theilen (vgl. Fig. 3—8) auf die Innenseite der Vagusplatte. Dicht vor der Kreuzungsstelle nimmt das Occipital-Spinalganglion *u* seinen Anfang in der Commissur, was sich durch eine Zellvermehrung der Commissur an dieser Stelle ausspricht. Vergr. 360.

Fig. 3. II 5. Dieser, auf den vorigen unmittelbar folgende Schnitt zeigt die Commissur bereits verschwunden, nur die Zellen *Sp.Gl.u* lassen erkennen, dass das Ganglion *u* sich ventralwärts fortsetzt. Die innere Lamelle des Somites *u* zeigt die Umwandlung zu muskelbildenden Zellen (*M.F*). An der Vagusplatte (*Vag*) macht sich die Absonderung der hinteren Theile ($Vag_1$) geltend: Zellen der äußeren Lamelle des Somites *u* drängen dasselbe von dem Rest der Vagusplatte ab. An

Digitized by Google

dem vorderen Theil der Vagusplatte sieht man einen nach innen gerichteten Zapfen (*Vg.Sp.Gl.s*), welcher zur Vagusplatte sich ähnlich verhält, wie das Spinalganglion *u* zur Commissur. Vergr. 360.

Fig. 4. II 6. Dieser Schnitt zeigt das Vagus-Spinalganglion als runde Scheibe, deren gangliöse Natur nicht zweifelhaft sein würde, könnte man auch nicht den Ursprung aus der Vagusplatte unmittelbar nachweisen. Auch das Spinalganglion *u* ist noch durch einige Zellen deutlich. Die beiden Stücke der Vagusplatte sind weiter von einander getrennt.

Fig. 5. II 7 lässt die besprochenen Gebilde ebenfalls noch wahrnehmen. Bei *t* sieht man die mit *u* fast untrennbar verbundenen Zellen des vorhergehenden Somites *t*.

Fig. 6. II 8 fügt den bisherigen Gebilden noch das an zwei Stellen angeschnittene Gefäß (*Gef*) hinzu, das als Arteria cerebro-spinalis schon in der 19. Studie erwähnt ward.

Fig. 7. II 9. Auch dieser Schnitt zeigt noch Spuren beider Ganglien, die aber bei

Fig. 8. II 10 aufgehört haben sichtbar zu sein. Die Vagusplatte ist hier von Neuem durch Cutiszellen des Somites *t.s* unterbrochen.

Fig. 9. zeigt den Querschnitt eines Embryo von *Torp. ocellata* (XI 857, VI 15) von 4—5 mm Länge, auf welchem jederseits durch mehrere, freilich nur 5 μ dicke Schnitte Zellklümpchen gefunden werden, welche wahrscheinlich ähnlichen Ursprung wie das *Vg.Sp.G* in Fig. 2—8 haben, aber nicht im Zusammenhang mit der Vagusplatte nachgewiesen werden können. Dieselben finden sich etwa auf der Querschnitthöhe des Somites *t*. Vergr. 160.

## Tafel 27.

Fig. 1—17. Horizontalschnitte durch einen 7 mm langen Embryo von *Torp. ocellata* (XXXVIII 128, II 6—22), um die gegenseitige Lagerung der Spinalganglien und zugehörigen vorderen (motorischen) Nerven der Somite *v* und *w* zu erläutern. Die Abbildungen zeigen auf der linken Seite einen Abschnitt des Medullarrohres (*M*), auf der rechten das Ectoderm (*E*), zwischen beiden Theile der Ganglienleiste (*G*), die hellgrau sind, und die motorischen Wurzeln (*N* und $N_1$), die schwarz sind, ferner neben dem Ectoderm die drei Somite *u*, *v* und *w*, deren innere (muskelbildende) Lamelle gleichfalls hellgrau, die äußere (cutisbildende) Lamelle dunkelgrau ist.

Man erkennt an diesen Abbildungen, wie sich die Lagerung der sensiblen und motorischen Nerven gestaltet, und wie sich die Nerven- und Ganglienzellen zu einander und zu den Somiten oder Urwirbeln verhalten, welche bei Embryonen dieser Größe in der Occipitalgegend vorkommen. Man kann daraus beurtheilen, wie weit es wahrscheinlich sei, dass die auf Taf. 26 Fig. 2—8 dargestellten Producte der Vagusplatte vielmehr Zellen der motorischen Wurzeln darstellen möchten, wie es Froriep für möglich zu halten scheint.

Fig. 18—22. Querschnitte durch einen Embryo von *Torp. marmorata* von 7 mm Länge (XXXIII weiß 945, VI 8, 10, 12, 14, 15).

Diese Schnitte zeigen die Lagerung der Ganglienzellen und ihren

Digitized by Google

Ursprung im Ectoderm an, welche meist in der Nähe der Thyreoidea anzutreffen sind. *Gx* Ganglienzellen, *Thy* Thyreoidea, *Psbr* Pseudobranchialrinne, *Md.H* Muskelschlauch der Mandibularhöhle.

## Tafel 28.

Fig. 1—6. **Querschnitte durch den Vorderkopf eines Embryos von 4 mm** (XXXVIII 209) von *Torpedo ocellata*, um die Zunahme der Mesectodermzellen zu zeigen. Vergr. 130.

Fig. 1. Durch die Augengegend (etwas schräg ausgefallen).

Fig. 2. Durch Nachhirn (*N.H*), Vorderhirn (*V.H*), Mandibularhöhle (*Md.H*), Prämandibularzellmasse (*Praem.H*), Sinus cephalicus (*Sin.ceph*).

Fig. 3. Durch die Facialisgegend (*So.IV*) 4. Somit VAN WIJHE's.

Fig. 4. Durch den Anfang der Ohrblasengegend. *Spr* Spritzlochsack, noch geschlossen. *Md.Sp* Mundspalte, noch geschlossen.

Fig. 5. Durch die Mitte der Ohrblase.

Fig. 6. Durch das Ende der Ohrblase.

Fig. 7 u. 8. Querschnitte durch den Mandibularbogen eines Embryos von *Torpedo ocellata* (XL 856) von 5 mm Länge, um die Zunahme der Mesectodermzellen zu zeigen. Da die Schnitte keilförmig geführt und der Kopfbeuge radiär gefolgt sind, so lässt sich die Localität nicht in herkömmlicher Weise feststellen. Indessen kann man sagen, dass Fig. 7 auf der Höhe des hinteren Randes des späteren Durchbruchs des Spritzloches läge, während Fig. 8 vor dem Beginn der Thyreoidea liegt, was sich schon durch die bei *Ggg* befindlichen Ganglienzellklümpchen erweist.

Fig. 7. X 12. (a Vergr. 130, b Vergr. 20). *Md.Sp* die noch geschlossene Mundspalte. *Spr* der noch geschlossene Spritzlochsack. *Mesect* Mesectoderm.

Fig. 8. X 22. Vergr. 130. Schnitt vor dem Beginn der Thyreoidea (*Thy*). *Gx* die Ganglienklümpchen des Ectoderms. *Psbr* Pseudobranchialrinne.

Fig. 9 u. 10. Weitere Fortschritte der Mesectodermbildung im Mandibularbogen bei einem Embryo von 7 mm Länge von *Torpedo ocellata* (XXXVIII 149).

Fig. 9. IV 6. Querschnitt durch die Mandibularbogen. *Spr.Sp* offene Spritzlochspalte. *Mdsp* offene Mundspalte. Fig. 9a Vergr. 130, Fig 9b Vergr. 20.

Fig. 10. V 14. Querschnitt durch Hyoid- und Mandibularbogen. *Hy.Sp* Hyoidspalte. *Psbr* Pseudobranchialrinne. *Mdsp* geschlossenes Ende der Mundspalte dicht vor der Thyreoidea. *Hy.H* Hyoidhöhle. Fig. 10a Vergr. 130, Fig. 10b Vergr. 20.

## Tafel 29.

Fig. 1—3. Schräge Frontalschnitte durch einen Embryo von *Torpedo ocellata* (XXXVIII 161) von 4—5 mm Länge, um das Umgreifen des Mandibularschlauches durch die Mesectodermzellen anschaulich zu machen. Die Mundspalte ist noch geschlossen. Vergr. 95.

Digitized by Google

Fig. 1. XXXVIII 161, II 1. Der Schnitt geht durch den Vordertheil (ventral) des Sinus cephalicus und trifft die ectodermale Mundeinbuchtung dicht vor ihrem Zusammentreffen mit dem entodermalen Vorderdarm, dessen zur Prämandibularzellmasse führende vorderste Partie bei *x* zu erkennen ist.

Fig. 2. 161, II 5. Dieser Schnitt zeigt den Mandibularschlauch in ganzer Länge, auf beiden Seiten Mesectodermzellen. Die Mundspalte ist geschlossen, in der Mitte erkennt man schon die durch den Schnitt getroffenen Entodermzellen.

Fig. 3. 161, II 11. Der Schnitt liegt weiter dorsal, trifft den Vorderdarm (*V.D*) und die vom Sinus cephalicus nach hinten laufenden Aortenstämme. Das Mesectoderm umgreift dorsal den Mandibularschlauch.

Fig. 4 u. 5. Horizontalschnitte durch einen *Torpedo ocellata*-Embryo von 4 mm Länge (XXXVIII 146, II 4 u. 16). Beide Schnitte zeigen, dass im Glossopharyngeusbogen noch keine Spur von Mesectodermzellen zu erkennen ist, während bei Fig. 4 im Hyoidbogen schon solche Zellen vorhanden sind. Vergr. 95.

Fig. 6 a u. b. Horizontalschnitt durch den Glossopharyngeusbogen eines 5 mm langen Embryo von *Torpedo ocellata* (XXXVIII 137, II 14). Man erkennt, wie die Mesectodermzellen bereits den Muskelschlauch von allen Seiten einschließen. Vergr. a 130, b 20.

Fig. 7 a u. b. Horizontalschnitt durch den Glossopharyngeusbogen eines Embryo von 6 mm Länge (XXXVIII 138, III 9). Beträchtliche Zunahme der Mesectodermzellen. *Hy.B* Hyoidbogen. *Gl.B* Glossopharyngeusbogen. $Vag_1.B$ u. $Vag_2.B$ Vagus 1- und Vagus 2-Bogen. Vergr. a 130, b 20.

Fig. 8 u. 9. Horizontalschnitte durch die beiden Glossopharyngeusbogen eines *Torpedo ocellata*-Embryos von 13 mm Länge (XXXVIII 133). Vergr. 130.

Fig. 8. Der Schnitt liegt dorsal von der Quercommissur der Venen.

Fig. 9. Der Schnitt geht gerade durch die Quercommissur.

Fig. 10. Horizontalschnitt durch den Glossopharyngeusbogen eines 15 mm messenden Embryos (XXXVIII 340, II 10). Vergr. 130.

## Tafel 30.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch den Glossopharyngeusbogen eines 17 mm messenden Embryos (XL 416, I 3). Vergr. 130.

Fig. 2 u. 3. Horizontalschnitt durch die beiden Glossopharyngeusbogen eines 19 mm messenden Embryos von *Torp. ocellata* (XXXIX 395, II 5).

Fig. 2 ist dorsaler gelegen und zeigt nur die oberen Theile des M. constrictor, welche noch nicht zu electrischen Anlagen gelangt sind, was aber auf dem medialer gelegenen Schnitt Fig. 3 geschehen ist (*El.Org*).

Fig. 4. Horizontalschnitt durch den Glossopharyngeusbogen eines 25 mm messenden Embryos von *T. ocellata* (XXXIX 426, II 2). Die Verdichtung der Mesectodermzellen zu scharf umschriebener Gestalt des Kiemenbogens ist erfolgt, und die Umbildung zu wirklichen Knorpelzellen hat begonnen. Bei *Kn.Str* sind Kiemenstrahlen in Ausbildung begriffen. $Constr_1$ ist ein Theil des Constrictors des vorhergehenden Hyoidbogens.

Digitized by Google

Fig. 5. Keilquerschnitt aus der Trochlearisregion eines 5 mm langen *Torp. ocellata*-Embryos von 5 mm (XL 856, V 20), um den Ursprung der Ganglienleiste zu erläutern. Vergr. 360.

Fig. 6. Dasselbe bei einem Embryo von 3,5 mm Länge (XL 872, IV 3). Vergr. 360.

Fig. 7. Dasselbe bei einem Embryo von 5 mm (XXXVIII 137, III 30). Vergr. 360, mit Situationsbild 7a Vergr. 20.

Fig. 8. Schnitt durch das Medullarrohr dicht hinter dem Abgang der Trigeminusplatte, um den Ursprung der Kopfganglienleiste aus dem Medullardach zu zeigen (XL 856, IX 10). Vergr. 360.

Digitized by Google

# Über eine neue Gruppe von Schwefelbacterien und ihren Stoffwechsel.

Von

**Alexander Nathansohn.**

Hauptsächlich durch die grundlegenden Forschungen WINOGRADSKY's sind wir mit der Physiologie einer Anzahl von Organismen bekannt geworden, deren gemeinsame Eigenthümlichkeit in dem kräftigen Oxydationsvermögen für gewisse anorganische Stoffe besteht. Die erste dieser Untersuchungen bezog sich auf *Beggiatoa* und die verwandten farblosen und rothen Bacterien, von denen es schon lange bekannt war, dass sie im Innern der Zellen Schwefelkörnchen ablagern, jedoch ohne dass man sich eine klare Vorstellung über deren Rolle im Stoffwechsel der fraglichen Organismen zu bilden vermochte. WINOGRADSKY[1] zeigte, dass diese Körnchen durch Oxydation von $H_2S$ in der lebenden Zelle entstehen und weiterhin zu Schwefelsäure oxydirt werden.

Ferner machte WINOGRADSKY[2] es wahrscheinlich, dass das in den Gallerthüllen von *Leptothrix* ausgeschiedene Eisenoxyd ein Stoffwechselproduct dieses Bacteriums ist, indem nämlich intracellulär Eisenoxydulsalz oxydirt wird, und das entstehende Oxyd zunächst als saures Salz austritt und sodann in der Gallerthülle abgeschieden wird.

Von besonderer Wichtigkeit sind aber WINOGRADSKY's[3] Untersuchungen über nitrificirende Bacterien. Bekanntlich wurde durch sie der Nachweis erbracht, dass ein Theil dieser Organismen Ammoniak zu salpetriger Säure, ein anderer salpetrige Säure zu Salpetersäure oxydirt. Ferner gelang der Nachweis, dass von diesen

---

[1] WINOGRADSKY, Über Schwefelbacterien. in: Bot. Zeit. 45. Bd. 1887 pag. 493 ff.

[2] Idem, Über Eisenbacterien. Ibid. 46. Bd. 1888 pag. 261 ff.

[3] Idem, Recherches sur les organismes de la nitrification. in: Ann. Inst. Pasteur Tome 4 1890 pag. 213 ff., und die folgenden Abhandlungen in der gleichen Zeitschrift.

Digitized by Google

Organismen auf Kosten der bei jenen Oxydationen frei werdenden Energie organische Substanz durch Reduction von Kohlensäure gebildet wird. Wenn schon Heraeus und Hüppe auf Grund ihrer Studien über Nitrification diese Thatsache vermuthet hatten, so gelang doch erst mit Hilfe von Reinculturen der exacte Nachweis dieser Synthese organischer Stoffe auf Kosten chemischer Energie.

Mit diesem letzten Schritte war eigentlich erst in zwingender Weise dargelegt, dass die Oxydation anorganischer Stoffe für die betreffenden Organismen wirklich von fundamentaler Bedeutung ist und nicht etwa einen accessorischen, mehr oder weniger entbehrlichen Process darstellt. Daran knüpft sich eine Anzahl interessanter Probleme in Bezug auf die Mechanik der physiologischen Verbrennung. Vor Allem muss man sich die Frage vorlegen, ob das Oxydationsvermögen dieser Bacterien sich nur auf die betreffenden anorganischen Stoffe erstreckt, oder ob nebenbei noch ein Umsatz organischer Verbindungen stattfindet. Die Versuche, die Winogradsky & Omeliansky[1] in dieser Richtung anstellten, führten zu dem Ergebnis, dass bereits geringe Beigaben organischer Substanzen zur Nährlösung die Entwicklung dieser Bacterien benachtheiligen, was, wie noch eingehender ausgeführt werden soll, die Erledigung einiger einschlägiger Probleme unmöglich macht.

Diese Erwägungen, sowie die große Rolle, die derartigen Organismen im Kreislaufe der Elemente zukommt, veranlassten mich dazu, ihnen besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden, als ich im verflossenen Jahre im Auftrage der Zoologischen Station eine umfassendere Untersuchung über marine Bacterien unternahm.

Insbesondere erschien mir Einiges über den Stoffwechsel der Schwefelbacterien aus der Verwandtschaft der *Beggiatoa* noch der weiteren Aufklärung bedürftig; ich versuchte daher diesen Organismus so wie nahe Verwandte — große, farblose, bewegliche Bacterien von Stäbchenform, reichlich mit Schwefelkörnchen erfüllt — die häufig in großen Mengen auftraten, in Reincultur zu erhalten. Diese Versuche missglückten; sie führten aber zur Entdeckung einer neuen Gruppe von Schwefelbacterien, die morphologisch mit den gewöhnlichen Bacterien völlig übereinstimmen und sich als sehr günstige Objecte für physiologische Untersuchungen über den Stoff-

[1] Winogradsky & Omeliansky, Über den Einfluss der organischen Substanzen auf die Arbeit der nitrificirenden Mikrobien. In: Centralbl. Bact. 2. Abth. 5. Bd. 1899 pag. 329.

Digitized by Google

wechsel erwiesen. Da es sich um Organismen handelt, die in ihrem Körper niemals Schwefel ablagern, und, wie bemerkt, morphologische Charaktere besonderer Art nicht aufweisen, so konnten ihre Beziehungen zu den S-Verbindungen erst aufgedeckt werden, als die Reincultur gelungen und somit das Studium der Stoffwechselproducte ermöglicht war.

Zum ersten Male sah ich diese Bacterien auftreten, als ich Seewasser, das mit einem Zusatz von Schwefelkalium versehen war, mit jenem *Beggiatoa* ähnlichen Organismus impfte, in der Hoffnung, dieser würde sich darin weiter entwickeln. Dies unterblieb; dagegen beobachtete ich dicht unter der Oberfläche der Nährlösung eine Ansammlung kleiner, lebhaft beweglicher Bacterien, die aber keine Schwefelkörnchen im Innern aufwiesen. Die Regelmäßigkeit, womit diese Organismen wiedererschienen, wenn ich eine Überimpfung in gleichartige Lösungen vornahm, ließen es zweifellos erscheinen, dass sie zu den Schwefelverbindungen in bestimmter Beziehung standen. Da aber die betreffenden Lösungen bei Sauerstoffzutritt sich von selbst unter Entstehung verschiedenartiger Producte oxydiren, so war eine nähere Untersuchung auf diesem Wege nicht möglich. Einen für die Cultur der Bacterien wie für das Studium ihres Stoffwechsels in gleicher Weise günstigen Nährboden erhielt ich indessen, als ich dem Seewasser 0,1—1% unterschwefligsaures Natrium (Natriumthiosulfat, $Na_2S_2O_3$) hinzufügte oder ähnliche zusammengesetzte künstliche Nährlösungen verwendete, die, wie schon jetzt gesagt werden mag, des Zusatzes organischer Stoffe nicht bedurften. Wurde mit solchen Lösungen Agargallerte hergestellt, so ließen sich die Organismen mit der gleichen Leichtigkeit wie jedes andere Bacterium auf Platten isoliren und in Stichculturen züchten. So fand ich eine ganze Reihe von Vertretern dieser Gruppe. Die Beschreibung und Abbildung der Formen und Culturen soll bei späterer Gelegenheit erfolgen; in der vorliegenden Mittheilung soll uns der Stoffwechsel dieser Organismen beschäftigen.

## Der Umsatz des Schwefels.

Die Lösungen der unterschwefligsauren Salze sind zwar nicht absolut beständig: sie zerfallen mit der Zeit, je nach Umständen mehr oder weniger rasch, in Schwefel und schwefligsaure Salze, die sich ihrerseits weiter zu Sulfaten oxydiren. Jedoch beobachtete ich zur Genüge, dass in den für mich in Betracht kommenden Zeit-

Digitized by Google

räumen (1—3 Wochen) eine freiwillige Zersetzung der Nährlösungen von der oben angegebenen Concentration (zwischen 0,1% und 1%) nicht eintrat: die sterilisirt aufgehobenen Lösungen zeigten selbst beim Stehen am Licht nicht die geringste Trübung durch Ausscheidung von Schwefel.

Anders, wenn eine Lösung von Thiosulfat in Seewasser mit geeignetem Material geimpft wurde, z. B. kleinen Mengen schwefelwasserstoffhaltigen Schlammes vom Meeresboden in der Nähe der Küste: nach 1—2 Tagen zeigte sich auf der Oberfläche der Cultur ein weißes Häutchen. Die mikroskopische Untersuchung lehrte, dass es zum Theil aus Tröpfchen öligen, amorphen Schwefels besteht, wie er bei der Oxydation von $H_2S$ etc. gebildet wird[1], zum Theil aus einfachen stäbchenförmigen Bacterien, die zwischen den meist viel größeren Schwefeltröpfchen liegen und im Innern keine Spur von glänzenden Körnchen aufweisen. Von der Natur der ausgeschiedenen Tröpfchen überzeugt man sich leicht durch die Löslichkeit in Chloroform und Schwefelkohlenstoff, sowie den charakteristischen Geruch nach Schwefeldioxyd, der sich beim Erwärmen auf dem Objectträger bemerklich machte. Dem entspricht das Aussehen der Culturen auf Thiosulfatagar: bei Gussculturen in Petri-Schalen erscheinen, je nach der Art in 1—3 Tagen, Colonien, die je nach der Menge des ausgeschiedenen Schwefels entweder weiß und opak oder durchscheinend und irisirend aussehen. Die Untersuchung derartiger Colonien bei stärkerer Vergrößerung lehrt, dass sie in der gleichen Weise wie die Oberflächenhäutchen auf der Nährlösung aus Schwefeltröpfchen und Bacterien bestehen.

Diese Befunde erschienen zunächst etwas befremdlich. Die Oxydation des Thiosulfates unter Schwefelabscheidung nach der Formel

$$S_2O_3Na_2 + O = SO_4Na_2 + S$$

wäre ja an sich nicht auffällig gewesen; finden wir doch diesen Vorgang im Zerfall des Thiosulfates in Schwefel und Sulfit und der nachträglichen Oxydation des Sulfites realisirt. Befremdlich war es dagegen, dass die Ausscheidung von S ausschließlich außerhalb der lebenden Zellen erfolgte; denn schon das Wachsthum ohne organische Stoffe lehrte, dass die Oxydation des Thiosulfates ein für das Leben der betreffenden Bacterien wichtiger Process sein muss, der sich sicher wenigstens zum Theil intracellulär abspielt.

---

[1] Vgl. WINOGRADSKY, Schwefelbacterien, l. c. pag. 517 ff.

Digitized by Google

Die qualitative und quantitative Untersuchung der Stoffwechselproducte brachte die Aufklärung über diesen Punkt, indem sich zeigte, dass die extracelluläre Schwefelausscheidung einem secundären Processe entspringt, intracellulär aber die Oxydation des Thiosulfates in ganz anderer Weise vor sich geht.

Zunächst suchte ich die Natur der Oxydationsproducte zu ermitteln und cultivirte zu diesem Zwecke die Bacterien in einer Nährlösung, die Thiosulfat als einzige Schwefelverbindung enthielt. Als günstig ermittelte ich eine Lösung von folgender Zusammensetzung: 3% NaCl, 0,25% $MgCl_2$, 0,1% $KNO_3$, 0,05% $Na_2HPO_4$, 0,2—1% $Na_2S_2O_3$.

Um kräftige Culturen zu erzielen, ist es vortheilhaft, dieser schwach alkalisch reagirenden Lösung Magnesiumcarbonat hinzuzufügen; Näheres hierüber wird weiter unten pag. 669 gesagt werden. In derartigen Nährlösungen wurden nunmehr die Reinculturen der auf Agarplatten isolirten Bacterien ausgeführt.

In erster Linie ließ sich das Auftreten von Schwefelsäure mit Leichtigkeit beweisen: in der sterilen Culturflüssigkeit ruft bei schwachem Ansäuern Chlorbaryum momentan keinen Niederschlag hervor; erst allmählich, mit fortschreitender Zersetzung der unterschwefligen Säure bildet er sich; die Culturflüssigkeit, in der das Auftreten der Bacterien an der Bildung des Häutchens gerade zu constatiren war, gab dagegen intensive Schwefelsäurereaction. Daneben war mit Zinksulfat und Nitroprussidnatrium schweflige Säure in sehr geringen Mengen nachweisbar.

Ich unternahm nunmehr die quantitative Untersuchung des Stoffwechsels. Die Abnahme des Thiosulfatgehaltes wurde durch Titration mit Jodlösung ermittelt; bei stärkerer Concentration der Nährlösung verwendete ich $n/_{20}$ Lösungen, bei schwächerer (0,2% $Na_2S_2O_3$) $n/_{100}$ Lösungen, mit denen sich Thiosulfatlösungen noch äußerst scharf titriren lassen. Der Titer der Jodlösung wurde mit einer Thiosulfatlösung ermittelt, die ihrerseits mit Jodkalium und Kaliumbichromat eingestellt worden war[1]. Von der geringen Sulfitmenge wurde bei diesen vorläufigen Versuchen abgesehen. Die Bestimmung der Schwefelsäure führte ich in Folge der Zersetzung des Thiosulfates bei saurer Reaction nicht direct aus, sondern behandelte die abfiltrirte Culturflüssigkeit zunächst mit überschüssigem Bromwasser, wodurch das Thiosulfat gänzlich zu Schwefelsäure

[1] Friedheim, Quantitative chemische Analyse. 5. Aufl. 1897 pag. 101.



Digitized by Google

oxydirt wird, indem je ein Mol. $S_2O_3$ zwei Mol. $SO_4$ ergiebt. Die gesammte Schwefelsäure wurde dann in üblicher Weise durch Fällung mit Chlorbaryum und Wägung des $BaSO_4$ bestimmt. Das Decantiren und Auswaschen des Niederschlages muss mit großer Sorgfalt erfolgen, da, wie ich mich überzeugte, sehr leicht BrNa mitgerissen wird; bei genauer Einhaltung der Vorschriften erhält man jedoch von sulfatfreier Nährlösung nach Oxydation mit Brom Werthe, die mit den aus der Titration des Thiosulfates berechneten scharf übereinstimmen (s. unten pag. 664). Von der sich hierbei ergebenden Sulfatmenge zog ich nun die ab, die von der Oxydation des noch in der Lösung befindlichen Thiosulfates herrührte[1]; den Rest bezog ich zunächst auf die im Stoffwechsel der Bacterien gebildete Schwefelsäure.

Hierbei ergab sich, dass die so berechnete Sulfatmenge stets größer war, als der Oxydation des verschwundenen Thiosulfates nach der obigen Formel 1 entsprochen hätte. So verschwanden zum Beispiel aus 25 ccm der Culturflüssigkeit

$$0{,}0532 \text{ g } S_2O_3;$$

diese hätten nach Formel 1 ergeben

$$0{,}0504 \text{ g } SO_4;$$

es fanden sich aber

$$0{,}0759 \text{ g } SO_4,$$

selbstverständlich nach Abzug der durch die Oxydation des noch vorhandenen Thiosulfates mit Brom entstandenen Schwefelsäure.

In einem anderen Falle waren verschwunden

$$0{,}0398 \text{ g } S_2O_3;$$

hätten nach Formel 1 ergeben

$$0{,}0341 \text{ g } SO_4;$$

thatsächlich gefunden

$$0{,}0460 \text{ g } SO_4 \text{ etc.}$$

Die einfachste Erklärung dieser Thatsache wäre nun die gewesen, dass intracellulär das Thiosulfat in gleicher Weise wie etwa durch Brom oxydirt wird, wobei also aus einem Molekül $Na_2S_2O_3$

[1] Thatsächlich ist die abgezogene Menge etwas zu groß, weil ein Äquivalent des gleichzeitig in der Lösung vorhandenen Sulfites doppelt so viel Jod verbraucht und halb so viel Schwefelsäure ergiebt, wie ein Äquivalent Thiosulfat.

Digitized by Google

je ein Molekül $Na_2SO_4$ und $H_2SO_4$ entstehen würde. Mit dieser Annahme schien die Beobachtung nicht übereinzustimmen, dass bei Culturen in Seewasser + Thiosulfat ohne Magnesiumcarbonat die Culturflüssigkeit ihre schwache Alkalescenz beibehielt. In einer folgenden Versuchsserie wurde daher besonders auf diesen Punkt geachtet. Ich übertrug hierbei die Bacterien in künstliche Nährlösung von der oben angegebenen Zusammensetzung mit 0,5% $Na_2S_2O_3$, gleichfalls ohne Magnesiumcarbonat; in solchen Culturen entwickeln sich die Bacterien zwar etwas langsamer, aber doch in befriedigender Weise (s. hierüber unten pag. 669). Ich stellte fest, dass 25 ccm der Nährlösung 0,4 ccm $n/_{10}$ HCl verbrauchten. Diese Alkalescenz fand ich nach zehntägiger Cultur der Bacterien in der Nährflüssigkeit unverändert wieder vor. Die Oxydation des Thiosulfates musste sich also in irgend welcher anderen Weise vollziehen. Bei der Erwägung der verschiedenen Möglichkeiten war das Fehlen elementaren Schwefels, dann das Constantbleiben der Reaction in Betracht zu ziehen, und schließlich mussten die oben mitgetheilten analytischen Resultate Berücksichtigung finden.

Einen Fingerzeig gab mir die Reaction, die bei der Einwirkung von Jod auf Thiosulfat erfolgt: es entsteht nicht Schwefelsäure, sondern es findet eine Condensation zu Tetrathionsäure statt. Da die Tetra- und die anderen Polythionsäuren durch Brom zu Schwefelsäure oxydirt werden, so würden die obigen analytischen Befunde mit einer Bildung dieser Producte nicht im Widerspruche stehen, und wir haben uns nun mit der Frage zu beschäftigen, ob eine derartige Annahme sich mit den beiden anderen Umständen verträgt.

Thatsächlich ergiebt sich eine Reihe von Möglichkeiten für die Oxydation des Thiosulfates ohne Ausscheidung von S und Bildung freier Säure; dabei können gemäß den folgenden Gleichungen die verschiedenen Polythionsäuren, eventuell neben Schwefelsäure als Oxydationsproducte auftreten:

I.
$$\begin{matrix} SO_3Na \\ | \\ SNa \end{matrix} + 3\,O = \begin{matrix} SO_3Na \\ | \\ SO_3Na \end{matrix}$$

Unterschwefligs. Na — Dithions. Na

II.
$$\begin{matrix} 2\,SO_3Na \\ | \\ SNa \end{matrix} + 4\,O = S\begin{matrix} \diagup\, SO_3Na \\ \diagdown\, SO_3Na \end{matrix} + SO_4Na_2$$

Unterschwefligs. Na — Trithions. Na + Schwefels. Na



Digitized by Google

$$\text{III.}\quad \begin{array}{l} 3\,SO_3Na \\ \quad | \\ \quad SNa \end{array} + 5\,O = S_2 \begin{array}{l} \diagup SO_3Na \\ \diagdown SO_3Na \end{array} + 2\,SO_4Na_2$$

Unterschwefligs. Na Tetrathions. Na Schwefels. Na

etc.

Um nun zunächst qualitativ die Polythionate neben Schwefelsäuren und thioschwefelsauren Salzen zu erkennen, benutzte ich ein Verfahren, das auf der Leichtlöslichkeit ihrer Barytsalze und dem Umstande, dass sie nicht durch Jod, wohl aber durch Brom oxydirt werden, beruht.

Am einfachsten gelang der Nachweis, wenn bereits alles Thiosulfat aus der Culturflüssigkeit verschwunden war; das ist bei 0,2%igen Lösungen von $Na_2S_2O_3$ in kräftig wachsenden Culturen oft nach 5—8 Tagen der Fall. Solche Culturflüssigkeit wurde kalt und ohne Ansäuern mit überschüssigem Chlorbaryum versetzt und vom Niederschlage durch ein Filter decantirt. Das Filtrat, das Jodstärkelösung nicht entfärbte, wurde mit Bromwasser versetzt: es entstand abermals ein Niederschlag von Baryumsulfat. Hiermit ist also das Vorhandensein von Salzen einer Säure dargethan, die ein leichtlösliches Baryumsalz aufweist, von Jod nicht angegriffen und durch Brom zu Schwefelsäure oxydirt wird; hierbei kann nur eine der Polythionsäuren in Frage kommen.

War noch nicht alles Thiosulfat aus der Culturflüssigkeit verschwunden, so ließ sich gleichfalls die Existenz von Polythionat in der Lösung nachweisen, nur musste dabei zu quantitativen Methoden gegriffen werden. In Bezug auf die Entfernung der Sulfate verfuhr ich genau in der oben besprochenen Weise. Im Filtrat wurde durch Titriren mit Jodlösung der Thiosulfatgehalt ermittelt, in einer anderen Portion aber das nach Oxydation mit Brom gefällte Baryumsulfat wie üblich durch Wägung bestimmt. Von dem so erhaltenen Schwefelsäurewerth ist der durch Oxydation des Thiosulfates gebildete abzuziehen; der Rest kommt dann auf die Schwefelsäure aus den Polythionaten. Auch bei diesem Verfahren ließ sich das Vorhandensein der letzteren in unzweideutiger Weise demonstriren; hiervon seien zwei Beispiele angeführt:

1) 25 ccm der Culturflüssigkeit enthielten . . . 0,0073 g $S_2O_3$
bei totaler Oxydation mit Br würden sich
daraus ergeben . . . . . 0,0125 g $SO_4$
thatsächlich wurden gefunden . . . . . 0,0412 g $SO_4$

Digitized by Google

2) 25 ccm enthielten . . . . . 0,0068 g $S_2O_3$
durch Oxydation mit Br würden sich ergeben 0,0108 g $SO_4$
thatsächlich wurden gefunden . . . . . 0,0256 g $SO_4$

Hiermit ist also die Bildung eines der Polythionate (oder verschiedener derselben neben einander) bewiesen. Bevor wir aber diesen Vorgang in seinen Einzelheiten zu erfassen suchen, müssen wir uns erst der Frage nach der Ursache der extracellulären Schwefelausscheidung zuwenden, auf die wir nunmehr die richtige Antwort zu geben im Stande sind.

Da, wie wir später sehen werden, die von den Bacterien getrennte Culturflüssigkeit oxydirende Eigenschaften besitzt, die sich in anderer Weise mit Sicherheit zu erkennen geben, war ich geneigt, auch diese Schwefelbildung auf eine derartige Oxydation zurückzuführen. Ich überzeugte mich davon, dass, wenn man die Culturflüssigkeit, die mit Hilfe eines Thonfilters nach REICHELT von den Bacterien getrennt worden war, mit 5% $Na_2S_2O_3$ versetzte, binnen Kurzem ein reichlicher Niederschlag von S auftrat, der hingegen ausblieb, wenn gleichzeitig 0,1—0,2% Cyankalium hinzugefügt wurden. Letztere Thatsache schien mir insbesondere für eine Oxydation zu sprechen, die durch das reducirende KCy aufgehoben würde. Die Richtigkeit dieser Deutung vorausgesetzt, hätte sich aber unbedingt bei Titration mit Jod eine Abnahme des Titers in der Flüssigkeit zeigen müssen; es fand sich indessen, dass die Änderungen des Titers höchst unsicher waren und schwankten. Die Erklärung hierfür ergab schließlich eine Reaction, über die ich mir in der mir zu Gebote stehenden Litteratur keinen Aufschluss verschaffen kann: versetzte ich eine schwache Lösung tetrathionsauren Natriums (hergestellt durch Einwirkung von Jod auf concentrirte $Na_2S_2O_3$-Lösung, Ausfällen und Auswaschen des Tetrathionates mit abs. Alcohol) mit $Na_2S_2O_3$, so trat, je nach der Concentration, rascher oder langsamer ein Schwefelniederschlag auf; dabei ließ sich mit Zinksulfat und Nitroprussidnatrium die Bildung von schwefliger Säure nachweisen. Worum es sich im Einzelnen bei dieser Reaction handelt, vermag ich nicht zu sagen, möglicher Weise um eine durch das Tetrathionat beschleunigte Zersetzung des Thiosulfates in Schwefel und Sulfit.

Da, wie sich im Folgenden zeigen wird, Tetrathionsäure als Stoffwechselproduct der Bacterien anzunehmen ist, so dürfen wir vermuthen, dass die extracelluläre Schwefelausscheidung wenigstens zum Theil auf der gleichen Reaction beruht. Ob sich daneben noch

Digitized by Google

eine Oxydation im oben ausgeführten Sinne geltend macht, ist freilich nicht zu entscheiden. Die Wirkung des Cyankaliums dürfte auf eine Reaction mit dem Tetrathionat zurückzuführen sein: in der That nimmt eine concentrirte Lösung tetrathionsauren Natriums bei Zusatz von KCy eine gelbe Farbe an. Die bei jener Zersetzung des Thiosulfates entstehende schweflige Säure wird dann in den Bacterienculturen oxydirt, wie ihre stets nur geringe Menge anzeigt.

Ich habe nun die Berechnung einer Analyse des gesammten Stoffumsatzes durchgeführt, um zu ermitteln, welche von den Polythionsäuren entsteht. Als Grundlage diente mir hierbei die Thatsache, dass nach den obigen Formeln (pag. 661) das Verhältnis zwischen Polythionsäure und Schwefelsäure von der Natur der ersteren abhängt. Wie dieses Princip benutzt wurde, wird sich am besten bei Besprechung des Beispieles selbst erklären lassen. Ich bemerke nur, dass die Berechnung unter der Voraussetzung durchgeführt wurde, dass an der extracellulären Schwefelsäureausscheidung nur das Thiosulfat durch Zersetzung betheiligt ist. Da die hierbei entstehende schweflige Säure zu Schwefelsäure oxydirt wird, so verläuft der Vorgang schließlich nach der Gleichung

$$Na_2S_2O_3 + O = Na_2SO_4 + S.$$

Sollte aber auch ein Zerfall der Polythionate stattfinden, so würden sich Complicationen ergeben, von denen später die Rede sein soll.

Zur Verwendung kam eine Cultur in künstlicher Nährlösung mit Zusatz von etwa 0,5% (krystallisirtem) $Na_2S_2O_3$. Titrirt wurde mit $n/_{100}$ Jodlösung. Die Analyse der Culturflüssigkeit ergab folgende Werthe:

1. a) 10 ccm der Culturflüssigkeit verbrauchten 17,2 ccm $n/_{100}$ J. Das entspricht einem Gehalte von . . . . . 0,0193 g $S_2O_3$

   b) 25 ccm der Culturflüssigkeit werden mit Brom oxydirt. Die Bestimmung der Schwefelsäure ergiebt . . . . . 0,2010 g $BaSO_4$ = 0,0827 g $SO_4$
   Aus der gefundenen Thiosulfatmenge berechnet 0,0825 g $SO_4$

Nach 6tägiger Cultur filtrirte ich die Nährflüssigkeit vom ausgeschiedenen Schwefel ab und nahm im Filtrate die gleichen Bestimmungen vor. Es ergab sich:

2. a) 10 ccm der Culturflüssigkeit verbrauchten 3,0 ccm $n/_{100}$ J.

Digitized by Google

b) 25 ccm der Culturflüssigkeit ergaben nach Oxydation mit Brom . . 0,1481 g $BaSO_4$ = 0,0611 g $SO_4$

Von der $SO_4$ ist die Menge abzuziehen, die durch Oxydation des noch in der Lösung vorhandenen Thiosulfates und Sulfates durch Brom entstanden ist, somit nicht zu den Producten des Bacteriums gehört. Unten pag. 666 werden wir sehen, dass die Sulfitmenge vernachlässigt werden darf, wir beziehen somit die Menge der verbrauchten Jodlösung auf Thiosulfat allein. Es ergiebt sich daraus für 10 ccm ein Gehalt von 0,0034 g; in 25 ccm würden durch Oxydation mit Brom daraus entstehen 0,0144 g $SO_4$; ziehen wir diesen Werth von dem in 2 b gefundenen ab, so verbleiben 0,0467 g $SO_4$, die der extracellulär gebildeten Schwefelsäure und den durch Brom oxydirten Producten des intracellulären Stoffwechsels entsprechen.

Die Größe des extracellulären Stoffwechsels können wir auf Grund folgender Erwägung ermitteln. Die Differenz des Schwefelsäurewerthes in 1 b und 2 b ist durch den ausgeschiedenen Schwefel bedingt; denn alle in der Culturflüssigkeit außer Sulfaten gelösten Schwefelverbindungen werden wie das Thiosulfat in der ursprünglichen Nährlösung völlig zu Schwefelsäure oxydirt. Die nach der Formel

$$Na_2S_2O_3 + O = Na_2SO_4 + S$$

gebildete Schwefelsäure ist aber dem ausgeschiedenen Schwefel äquivalent. Die Menge der extracellulär gebildeten Schwefelsäure ist daher gerade so groß wie die Differenz von 1 b und 2 b, also = 0,0214 g $SO_4$; ziehen wir auch diesen Werth von der gefundenen Schwefelsäure ab, so verbleiben aus den Producten des intracellulären Stoffwechsels schließlich 0,0253 g $SO_4$.

Um nun zu ermitteln, wie viel von dieser Schwefelsäure auf vorgebildetes Sulfat, wie viel auf die Oxydation von Polythionaten durch Brom zurückzuführen ist, wurden die gleichen Bestimmungen in einer Portion der Culturflüssigkeit ausgeführt, die durch Fällung mit Chlorbaryum (in gleicher Weise wie bei der qualitativen Prüfung auf Polythionate) vom Sulfat befreit worden war. Zu diesem Zwecke versetzte ich 50 ccm der Flüssigkeit mit 5 ccm 10% $BaCl_2$-Lösung; ich ließ den Niederschlag wiederum absitzen und benutzte das klare Filtrat zu den folgenden Bestimmungen:

3. a) 10 ccm verbrauchen 2,2 ccm $n/_{100}$ Jodlösung = 0,0025 g $S_2O_3$
   b) 27,5 ccm (entsprechend 25 ccm der ursprünglichen Lösung ergeben) . 0,0642 g $BaSO_4$ = 0,0275 g $SO_4$

Digitized by Google

Dazu ist zu bemerken, dass die Titerabnahme der Flüssigkeit sich als etwas größer erwies, als der Verdünnung um 10% entsprochen hätte. Diese Differenz dürfte auf ausgefälltes Baryumsulfit zu beziehen sein. Da aber der Werth sehr gering ist (auf 10 ccm Flüssigkeit 0,5 ccm $n/_{100}$ J = 0,2 mg $SO_3$), so habe ich ihn nicht weiter in Rechnung gezogen.

Wir haben nunmehr von der Sulfatmenge in 3 b die durch Oxydation des Thiosulfates gebildete Schwefelsäure abzuziehen; sie berechnet sich zu 0,0106 g $SO_4$; es stammen also von der Oxydation des Polythionates 0,0169 g $SO_4$.

Nun sahen wir oben, dass die Producte des intracellulären Stoffwechsels bei Oxydation mit Brom 0,0253 g $SO_4$ ergaben; davon kommen nunmehr auf:

präformirte Schwefelsäure . . . . . 0,0084 g $SO_4$ oder 33,2 %
durch Oxydation von Polythionat entstandene Schwefelsäure . . . . . 0,0169 g $SO_4$ oder 66,8 %

Das würde völlig mit der Annahme einer Oxydation nach der Formel

$$3\,Na_2S_2O_3 + 5\,O = S_2 \begin{cases} SO_3Na \\ SO_3Na \end{cases} + 2\,SO_4Na$$

tetrathionsaures Na

übereinstimmen; denn da 1 Mol. Tetrathionat bei der Oxydation 4 Mol. Sulfat ergiebt, so würde von der bei Behandlung der Reactionsproducte mit Brom entstehenden Schwefelsäure kommen auf

vorgebildetes Sulfat 33,33..%
durch Oxydation von Polythionat gebildetes » 66,66..%

Bei dieser Übereinstimmung dürfen wir wohl annehmen, dass die Voraussetzung für die Berechnung richtig ist, also die Producte der eigentlichen Athmung unserer Bacterien Schwefelsäure und Tetrathionsäure sind.

---

Es erhebt sich nun die Frage, was unter den natürlichen Lebensbedingungen dieser Organismen die Ausgangs- und Endproducte ihres Stoffwechsels sind. Leider lässt sie sich mit voller Bestimmtheit nicht beantworten. Denn im alkalischen Meerwasser ist der Schwefelwasserstoff, der ja der Reduction von Sulfaten seine Entstehung verdankt, nicht im freien Zustande vorhanden, sondern, falls nicht genügend Eisen zu seiner Bindung vorhanden, als Alkalisulfid und

Digitized by Google

-Sulfhydrat. Diese Körper geben aber bei freiwilliger Oxydation u. a. Thiosulfat, so dass ein Gemisch von verschiedenen, unter Umständen zur Ernährung geeigneten Stoffen vorliegt. In der That habe ich mich davon überzeugt, dass sowohl das aus sulfidhaltigem Schlamme ausgepresste Wasser, als auch Seewasser, das mit $H_2S$ gesättigt und der freiwilligen Oxydation überlassen worden war, nach Ausfällen des $H_2S$ mit Kupferchlorid Jodstärkelösung entfärbte; dass ferner, nachdem auch die Sulfate mit Chlorbaryum entfernt worden waren, das Filtrat nach Oxydation mit Brom aufs Neue einen Niederschlag von Baryumsulfat ergab.

Unter diesen Umständen können wir nicht mit Sicherheit entscheiden, ob diese Bacterien in der Natur lediglich das so entstehende Thiosulfat verarbeiten, das ja für sie ein so vorzüglicher Nährstoff ist, oder ob sie daneben direct Sulfide oxydiren. Beachtenswerth ist immerhin, dass bei diesen Formen niemals intracelluläre S-Ausscheidung stattfindet — auch in den noch weiterhin zu besprechenden Culturen auf Natriumsulfidlösungen nicht —, während die Organismen, die sich wie *Beggiatoa* nachweislich von $H_2S$ ernähren, durch die bekannten Schwefelkörnchen charakterisirt sind. Immerhin lassen sich sichere Schlüsse aus dieser Thatsache nicht ziehen; zu entscheiden wären diese Fragen vielleicht an entsprechenden Süßwasserarten — dass sich solche werden auffinden lassen, ist wohl sehr wahrscheinlich —, die mit Schwefelwasserstoffwasser und geringen Mengen anorganischer Salze zu cultiviren wären.

Schließlich will ich bemerken, dass auch in dieser Gruppe möglicher Weise ähnliche Verhältnisse bestehen, wie bei den Nitrit- und Nitratbacterien, wo die letzteren die Stoffwechselproducte der ersteren verarbeiten. Darauf deuten Erfahrungen, die ich letzthin an einer Serie von Mischculturen machte, wo die alkalische Reaction der Nährflüssigkeit auch nach Zusatz von Magnesiumcarbonat rasch verschwindet. Näheres über etwaige specifische Verschiedenheiten dieser Art werde ich bei der ausführlichen Behandlung der verschiedenen Formen dieser Gruppe mitzutheilen Gelegenheit haben.

## Der Umsatz des Kohlenstoffs.

Schon oben pag. 656 wurde erwähnt, dass in exacter Weise von Winogradsky der Nachweis geführt worden ist, dass die nitrificirenden Bacterien ihren Kohlenstoffbedarf nicht durch Aufnahme organischer Substanz decken, sondern die Fähigkeit zur Reduction

Digitized by Google

von Kohlensäure besitzen. Wie im Wesentlichen schon aus den bisher mitgetheilten Culturversuchen zu entnehmen ist und im Folgenden noch besonders gezeigt werden soll, schließen sich unsere Bacterien den nitrificirenden in dieser Beziehung an.

Von diesen Organismen zeigte GODLEWSKI[1], dass sie trotz Zusatzes von Carbonat zur Nährlösung nicht gedeihen, wenn sie keine freie atmosphärische Kohlensäure zur Verfügung haben. WINOGRADSKY & OMELIANSKY[2] haben dann diesen Befund bestätigt. Unter diesen Umständen dürfte der Zusatz von Carbonat, der wie die letzteren Forscher zeigten, gleichfalls förderlich ist, durch Herstellung einer geeigneten Alkalescenz wirken.

Diese nach den Untersuchungen der genannten Forscher zweifellos bestehende Eigenthümlichkeit der nitrificirenden Bacterien ist nicht ohne Weiteres verständlich, da ihnen doch auch in der Carbonatlösung in Folge der Hydrolyse dieser Salze freie Kohlensäure zur Verfügung stehen dürfte. In der That haben die nunmehr mitzutheilenden Versuche gezeigt, dass diese Beschränkung bei meinen Schwefelbacterien nicht besteht.

Ich stellte die Versuche in der Weise an, dass je 50 ccm der künstlichen Nährlösung von der oben angegebenen Zusammensetzung in Rundkolben von 150 ccm gefüllt wurden; ich bezeichnete dann durch eine Marke den Stand der Flüssigkeit und fügte schließlich noch 25 ccm destillirtes Wasser hinzu. Nunmehr brachte ich die Flüssigkeit zum Sieden und erhielt sie darin so lange, bis ungefähr die Menge des zugesetzten Wassers wieder entfernt war. Die Kolben wurden dann durch einen Kautschukstopfen mit Natronkalkrohr verschlossen. Nach dem Erkalten wurde die Flüssigkeit mit einer kleinen Menge einer Reincultur geimpft[3] und bei einem Theil der Versuche gleichzeitig etwas Magnesiumcarbonat zugefügt. Nunmehr wurde der Kolben durch einen Kautschukstopfen mit Dreiweghahn

[1] GODLEWSKI, O nitryfikacyi. in: Anz. Akad. Krakau; ref. in: Bot. Zeit. 54. Bd. 1891 2. Abth. pag. 177.

[2] l. pag. 656 c.

[3] Man muss von Minimalaussaaten ausgehen, weil sonst leicht die durch den Stoffwechsel der eingebrachten Bacterien veranlasste Schwefelausscheidung geringe Entwicklung vortäuschen kann. Dabei ist es selbstverständlich nothwendig, mit sehr kräftig wachsenden Culturen zu operiren; ferner ist dabei die Impfung von einer anders zusammengesetzten Nährlösung zu vermeiden, da sich diese Bacterien gegen Wechsel der Nährlösung nicht unempfindlich erwiesen. Vgl. A. FISCHER, Empfindlichkeit der Bacterienzelle etc. in: Zeit. Hyg. 35. Bd. 1900.

Digitized by Google

geschlossen und mit der Wasserstrahlluftpumpe evacuirt. Zuletzt wurde er durch entsprechende Stellung des Dreiweghahns mit Luft gefüllt, die durch zwei Natronkalkröhrchen und eine Waschflasche mit Barytwasser von Kohlensäure befreit worden war.

In den Versuchen ohne Carbonatzusatz blieb nun die Entwicklung aus: die Culturflüssigkeit veränderte sich eben so wenig wie die steril aufgehobene. Daraus geht hervor, dass die Versuchsanordnung, die sich ja nach dem Muster der GODLEWSKI'schen Versuche bei Weitem hätte vervollkommnen lassen, für den vorliegenden Zweck genügte. Weder etwa vorhandene Spuren von Kohlensäure, noch von organischer Substanz waren im Stande, hier die Entwicklung der Bacterien zu veranlassen. Bei Zusatz von Magnesiumcarbonat erfolgte jedoch bei viermaliger Wiederholung ausnahmslos eine ebenso kräftige Entwicklung der Culturen, wie ich sie bei der gewöhnlichen Methode ohne Abschluss der atmosphärischen Kohlensäure beobachtete.

Wurden andererseits Culturen ohne Magnesiumcarbonat dem Zutritt atmosphärischer Luft ausgesetzt, wobei ich die Kölbchen nach WINOGRADSKY's Vorgange mit geglühtem Asbest verschloss, so erfolgte gleichfalls Entwicklung der Bacterien, wenn auch bedeutend langsamer als bei Darbietung von Carbonat.

WINOGRADSKY hat in dem von ihm untersuchten Falle den Beweis für die Fähigkeit der Bacterien, Kohlensäure zu reduciren, dadurch vervollständigt, dass er den während des Wachsthums der Cultur gebildeten organischen Kohlenstoff durch Oxydation mit einem Gemisch von Chrom- und Schwefelsäure bestimmte. Leider war bei meinen Objecten, die für günstige Entwicklung eines gewissen Chloridgehaltes der Culturflüssigkeit bedurften, diese Methode nicht anwendbar. Nachdem aber bei den nitrificirenden Bacterien der Beweis für die Fähigkeit zur Assimilation mit absoluter Sicherheit geführt worden ist, darf ich die Thatsache, dass in den angeführten Versuchen die Entwicklung der Bacterien von der Anwesenheit des Carbonates, resp. dem Zutritte der atmosphärischen Kohlensäure abhängt, als genügend sichere Grundlage dafür ansehen, dass wirklich Reduction der Kohlensäure, und nicht etwa Ernährung durch unvermeidliche Spuren organischer Stoffe, stattfindet. Überdies werden wir weiterhin erfahren, dass organische Stoffe verschiedener Art, ohne einen schädlichen Einfluss auf die Bacterien auszuüben, doch zu deren Ernährung untauglich sind.

Nachdem wir uns mit der Frage nach der Kohlenstoffquelle

Digitized by Google

unserer Bacterien beschäftigt haben, müssen wir uns nunmehr einem anderen Probleme zuwenden, nämlich dem des Umsatzes der Kohlenstoffverbindungen. Treten bei diesen Bacterien die Schwefelverbindungen völlig an die Stelle, die bei anderen Organismen die Verbindungen des Kohlenstoffes einnehmen, oder findet noch nebenbei die Oxydation der von den Bacterien selbst gebildeten Kohlenstoffverbindungen statt, um einen Theil der für den Betrieb des Lebens nothwendigen Energie zu liefern?

WINOGRADSKY[1] neigte in seiner ersten Arbeit der letzteren Ansicht zu, ohne sich freilich bestimmt darüber auszusprechen. Er sagt bei Besprechung der von ihm ausgeführten Kohlenstoffbestimmungen in den Culturen nitrificirender Bacterien, dass die dabei sich ergebenden Werthe nicht mit Sicherheit die absolute Menge der assimilirten Kohlensäure, sondern vielleicht nur die Differenz darstellen zwischen der synthetisch gebildeten und wieder verbrannten organischen Substanz.

Einen tieferen Einblick in diese Verhältnisse hätten Culturen gewähren können, in welchen den nitrificirenden Bacterien organische Substanz von außen dargeboten wurde. Derartigen Versuchen stellte sich aber in den fortgesetzten Studien von WINOGRADSKY & OMELIANSKY[2] eine unüberwindliche Schwierigkeit entgegen: es zeigte sich, dass schon geringe Mengen organischer Substanzen, der Nährlösung hinzugefügt, die Entwicklung der Bacterien hemmten oder gar völlig verhinderten.

In dieser Beziehung boten die Schwefelbacterien ein weit günstigeres Untersuchungsmaterial dar. Sobald ich über Reinculturen verfügte, überzeugte ich mich davon, dass den in gewöhnlicher Weise hergestellten festen und flüssigen Nährböden Rohrzucker und Traubenzucker (ich wandte 0,5 %ige Lösungen an) zugefügt werden konnte, ohne die Entwicklung und Oxydationsthätigkeit der Bacterien in irgendwie bemerkbarer Weise zu beeinträchtigen. Es war nun mein Wunsch zu ermitteln, ob unter diesen Bedingungen aus der Glycose Kohlensäure gebildet würde. Ich stellte daher die Versuche so an, dass eine von vorn herein kohlensäurefreie Nährlösung in Anwendung kam, und die Cultur in abgeschlossenen Kolben erfolgte, deren Luftraum in der oben beschriebenen Weise mit einer $CO_2$-freien Atmosphäre erfüllt war. Dabei machte ich die Erfahrung,

[1] WINOGRADSKY, Ann. Inst. Pasteur Tome 4 1890 pag. 273.
[2] l. pag. 655 c.

Digitized by Google

dass in derartigen Culturen die Entwicklung der Bacterien unterblieb.

Diese Thatsache wurde einer näheren Prüfung unterworfen, wobei ich die Bacterien in Nährlösung mit Zusatz von 0,5% Glycose impfte und sie erst bei Ausschluss von Kohlensäure, dann mit Zusatz von Magnesiumcarbonat, schließlich bei Zutritt der atmosphärischen Kohlensäure cultivirte. Der Ausschluss der atmosphärischen Kohlensäure erfolgte in einer etwas einfacheren Weise, die sich für diese Versuche als genügend erwies. Ich beschickte ERLENMEYER-Kölbchen von 150 ccm Kapacität mit 50 ccm Nährlösung und fügte nach Markirung des Flüssigkeitsstandes 25 ccm destillirten Wassers hinzu. Nach dem Sterilisiren wurde die Flüssigkeit so lange gekocht, bis ihre Menge wiederum etwa 50 ccm betrug, und sodann durch einen Kautschukstopfen mit Natronkalkrohr geschlossen. Wurde nach dem Erkalten mit einer geringen Menge einer kräftigen Cultur geimpft, so unterblieb, wie ich mich in zahlreichen Versuchen überzeugte, bei Kohlensäureausschluss die Entwicklung, sie erfolgte aber in den völlig gleich behandelten Parallelculturen, wenn den Bacterien Carbonat oder atmosphärische Kohlensäure zur Verfügung stand.

Ich will ein Beispiel anführen, wo ich bei der Impfung jedem Culturkölbchen mit steriler Pipette eine gewisse Flüssigkeitsmenge entnahm und in je 5 ccm mit $n/_{20}$ Jodlösung den Titer bestimmte; nach 10 Tagen wurde der Versuch abgebrochen, und aufs Neue mit Jod titrirt; es zeigte sich dabei, dass in der Reihe A (bei völligem Ausschluss der Kohlensäure) keine Titerabnahme zu constatiren war, wohl aber in der Reihe B, wo die Cultur bei Zutritt atmosphärischer Kohlensäure stattgefunden hatte:

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A. | | 1 | 2 | 3 | 4 | | | |
| | d. 24. Juni | 4,5 | 4,1 | 4,3 | 4,3 | ccm | $n/_{20}$ | Jodlösung |
| | d. 4. Juli | 4,5 | 4,0 | 4,3 | 4,3 | » | » | » |
| B. | | 1 | 2 | 3 | 4 | | | |
| | d. 24. Juni | 4,5 | 4,4 | 4,4 | 4,3 | ccm | $n/_{20}$ | Jodlösung |
| | d. 4. Juli | 3,0 | 2,1 | 2,8 | 2,3 | » | » | » |

Mit gleichem negativem Erfolge habe ich Culturversuche bei Kohlensäureabschluss in Nährlösungen mit folgenden Zusätzen vorgenommen: 0,5% Rohrzucker, 0,5% Glycerin, 0,2% Kaliumnatriumtartrat, 0,2% Natriumformiat, 0,1% neutr. Kaliumoxalat,

Digitized by Google

0,2% Harnstoff. Bei Zusatz von **Magnesiumcarbonat** erwiesen sich alle diese Zusätze als unschädlich für die Entwicklung der Bacterien.

Aus diesen Versuchen geht in erster Linie hervor, **dass** die Entwicklung unserer Bacterien in einseitiger Weise an das Vorhandensein von Kohlensäure gebunden ist; wir haben einen Fall vor uns, wo wie so oft mit der Entwicklung einer bestimmten Funktion, hier der Kohlensäureassimilation, die Nothwendigkeit für deren Ausübung verknüpft ist. Wir können aber aus diesen Thatsachen noch etwas viel Wichtigeres entnehmen, dass nämlich diese Bacterien nicht die Fähigkeit besitzen, einen der oben genannten Stoffe zu Kohlensäure zu oxydiren. Würde in jenen Culturen von den eingebrachten Bacterien auch nur eine Spur von Kohlensäure gebildet werden, so könnte diese ja sofort zum Aufbau neuer Leibessubstanz Verwendung finden, und es würden dann die organischen Substanzen als Kohlensäurequelle gleichzeitig eine Quelle des zum Wachsthum der Organismen nöthigen Kohlenstoffs sein.

Da nun aber unter jenen Stoffen sich auch solche befinden, die, wie z. B. die Glycose, wohl von allen aëroben Organismen mit der größten Leichtigkeit zu Kohlensäure oxydirt werden, so dürfen wir zum mindesten mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, dass diesen Bacterien die Fähigkeit, organische Substanzen in einer physiologisch irgendwie in Betracht kommenden Weise zu oxydiren, fehlt, und dass in der That hier eine anorganische Verbindung, das Thiosulfat, völlig die Rolle vertritt, die sonst den Kohlenstoffverbindungen im Athmungsstoffwechsel zukommt.

## Extracelluläre Oxydationswirkungen.

Wenn ich am Schlusse des vorigen Abschnittes betonte, dass »physiologisch in Betracht kommende« Oxydationen organischer Stoffe durch die in Rede stehenden Bacterien nicht ausgeführt werden, so geschah dies im Hinblick darauf, dass gewisse sehr schwache oxydirende Eingriffe, von denen jetzt die Rede sein soll, sich unter Umständen auch auf organische Stoffe erstrecken können.

Den Ausgangspunkt zu den jetzt mitzutheilenden Versuchen bildete die Beobachtung des Wachsthums unserer Bacterien auf Natriumsulfid-Agarplatten. Zu deren Herstellung krystallisirte ich käufliches Schwefelnatrium um; von den hierbei erhaltenen Krystallen (es handelt sich wohl in der Hauptsache um wasserhaltiges Natriumpentasulfid) setzte ich 0,1% zu Seewasseragar hinzu. Der gelb-

Digitized by Google

gefärbte Agar ist unmittelbar nach dem Sterilisiren absolut klar. Beim Stehen macht sich eine durch starke Schwefelausscheidung kenntliche, von der Oberfläche nach innen fortschreitende Oxydation bemerkbar.

Wurden nun mit derartigem Agar nach Impfung mit Schwefelbacterien in üblicher Weise Gussplatten hergestellt, so war nach 24 Stunden Folgendes zu bemerken. In einer 1—2 mm dicken Schicht, von der Oberfläche an gemessen, war starke Schwefelausscheidung erfolgt; darunter war der Agar klar und hatte seine gelbe Farbe beibehalten. Bei Untersuchung dieser Platten mit schwachen Vergrößerungen waren junge Bacteriencolonien zu erkennen, die, wenn sie innerhalb der schwefelhaltigen Schicht lagen, stets durch eine Eigenthümlichkeit ausgezeichnet waren: in einer Zone rings um die Colonie waren die Schwefelkörnchen völlig verschwunden. Dagegen trat unterhalb der Colonie in der sonst schwefelfreien Schicht kräftige Schwefelausscheidung ein, und man konnte oft beobachten, wie im Verlaufe nur weniger Stunden diese Ausscheidung eine dicke Wolke bildete.

Es lag nahe, diese Vorgänge auf eine Oxydation zurückzuführen, die durch irgend welche Stoffwechselproducte der Bacterien vermittelt wurde. In der That wird ja der Schwefel in der hier in Betracht kommenden Modification auch bei Suspension im Wasser leicht oxydirt. Leider scheiterten die Versuche, auch diesen Punkt mit Hilfe der Thiosulfatlösungen zu prüfen, an der oben beschriebenen, bei Anwesenheit von Tetrathionat stattfindenden Reaction.

Ich musste mich daher mit dem durch andere Reagentien mit Sicherheit zu erbringenden Beweise extracellulärer Oxydationswirkungen begnügen. Hierbei kamen in Betracht das von Wurster[1] zuerst angewandte, äußerst empfindliche Tetramethylparaphenylendiamin, ferner Cyanin und Indigcarmin.

Das erstgenannte Reagens wird, in verdünnten Säuren aufgelöst, schon bei Anwesenheit geringster Spuren activirten Sauerstoffs gebläut, bei stärkerer Wirkung entfärbt. Ich verwendete das Reagens in der Weise, dass ich einige kleine Krystalle in 25 ccm verdünnter Essigsäure löste, so dass die Lösung beim Schütteln einen schwach bläulichen Schimmer annahm. Wurde im Reagensglase zu dieser Lösung sterile Nährlösung mit Zusatz von Tetrathionat hinzugefügt,

[1] C. Wurster, Tetramethylparaphenylendiamin etc. in: Ber. D. Chem. Ges. 21. Bd. 1888 pag. 921 ff.

Digitized by Google

so war keine Änderung des Farbentones wahrzunehmen; fügte ich aber statt dessen Culturflüssigkeit hinzu, in der sich die Bacterien kräftig entwickelt hatten, so nahm das Reagens fast momentan eine tiefblaue Färbung an, die dann allmählich wieder blasser wurde und nach wenigen Minuten ganz verschwunden war. Das Gleiche trat ein, wenn ich vorher die Culturflüssigkeit durch ein Thonfilter nach REICHELT von den Bacterienleibern getrennt hatte. Ich bemerke dazu, dass eine gleichzeitig angestellte Reaction auf salpetrige Säure mit schwefelsaurem Metaphenylendiamin negativ ausfiel.

In den Versuchen mit Cyanin stellte ich eine 1%ige alcoholische Lösung dieses Farbstoffes her und setzte 5 ccm davon zu einem Liter Wasser. Von dieser noch intensiv blau gefärbten Lösung ließ ich je 5—10 ccm in 50 ccm der alkalisch reagirenden Bacterienculturflüssigkeit und zum Vergleiche in 50 ccm steriler Nährlösung mit Tetrathionatzusatz einfließen; letztere nahm dadurch einen deutlichen blauen Farbenton an, in der ersteren erfolgte fast völlige Entfärbung. Ich überzeugte mich bei dieser Gelegenheit davon, dass ein kleiner Zusatz von Cyankalium sofort die blaue Farbe wieder hervorrief. Dasselbe war der Fall, wenn ich das Cyanin (mit Eisenzusatz) durch Wasserstoffsuperoxyd entfärbt hatte, während der Farbenton der frisch bereiteten Cyaninlösung durch KCy nicht geändert wird.

Nachdem durch diese Reactionen die Existenz extracellulärer Oxydationen festgestellt worden war, suchte ich mir über deren Ursache Klarheit zu verschaffen, ohne dass ich jedoch zu einem bestimmten Resultate gelangte. Bekanntlich findet, wie schon SCHÖNBEIN gezeigt hat, in vielen ausgepressten Pflanzensäften Activirung des Sauerstoffes statt, und wir wissen heute, dass diese wohl in den meisten Fällen der Anwesenheit von Oxydationsfermenten zuzuschreiben ist.

In meinem Falle habe ich aber die sonst dabei stets auftretende Bläuung von Guajactinktur nicht beobachtet; auch wurde das Oxydationsvermögen durch Aufkochen nicht zerstört. Um Wasserstoffsuperoxyd kann es sich nicht handeln, da auch das mir zu Gebote stehende Cyaninpräparat von $H_2O_2$ erst nach Eisenzusatz momentan entfärbt wird. Vielleicht handelt es sich um eine im Stoffwechsel der Bacterien accessorisch entstehende Perschwefelsäure; wir werden auf diesen Punkt noch weiterhin zurückkommen.

Im Anschluss hieran habe ich über Culturversuche zu berichten, die auf Nährlösungen mit Zusatz von Indigcarmin angestellt wurden. Zur Prüfung des Oxydationsvermögens der Culturflüssigkeit

Digitized by Google

benutzte ich auch Lösungen von Indigcarmin mit Eisenzusatz, die in gleicher Weise — nur mit etwas geringerer Empfindlichkeit — wie die oben genannten Reagentien die Anwesenheit activirten Sauerstoffs anzeigen. Bei Verwendung der abfiltrirten Culturflüssigkeit ergab die Prüfung mit diesem Farbstoff ein negatives Resultat; wohl aber trat innerhalb 4—8 Tagen Entfärbung in Culturversuchen ein, die auf gewöhnlicher Nährlösung mit Zusatz von 0,01—0,005 % Indigcarmin und 0,01 % Eisenlactat ausgeführt wurden[1].

Aus Versuchen dieser Art würde sich vielleicht mehr entnehmen lassen, wenn wir etwas Sicheres über die Permeabilität der Bacterien für diesen Farbstoff wüssten und sagen könnten, ob die Entfärbung gleichzeitig auch intracellulärer Oxydation entspringt, so dass sich unter Umständen Anhaltspunkte für die Gesammtmenge des entstehenden activirten Sauerstoffs ergeben würden. In dieser Hinsicht dürfte *Beggiatoa* ein günstiges Object für weitere Studien darstellen, und ich gedenke die Versuche auf dieses Object auszudehnen, sobald mir geeignetes Material zur Verfügung steht.

Kehren wir nun zu der Erscheinung zurück, die den Ausgangspunkt der in diesem Abschnitte mitgetheilten Versuche bildete, so dürfte sie, da sich die extracelluläre Oxydationsthätigkeit mit Sicherheit demonstriren ließ, darin ihre wahrscheinlichste Erklärung finden.

## Zur Theorie des abbauenden Stoffwechsels.

Nachdem wir oben pag. 671 gezeigt haben, dass bei unseren Schwefelbacterien das Thiosulfat genau die Stelle der Kohlenstoffverbindungen im Athmungsstoffwechsel der übrigen Pflanzen einnimmt, so erübrigt es noch, die Erscheinungen in beiden Fällen kurz von gemeinsamen Gesichtspunkten aus zu beleuchten.

Als Quelle der Athmungskohlensäure sind in der Hauptsache Processe von zweierlei Art in Anspruch genommen worden: namentlich Wortmann[2] und Detmer[3] haben die Anschauung vertreten,

---

[1] Ähnliche Resultate erhielt Pfeffer bei fortgesetzter Cultur von *Penicillium* auf Nährlösung mit Indigozusatz (Beiträge zur Kenntnis der Oxydationsvorgänge etc. in: Abh. Math.-Physik. Cl. Sächs. Ges. Wiss. 15. Bd. 1889 pag. 471 f.).

[2] Wortmann, Über die Beziehungen der intramolecularen zur normalen Athmung. in: Arb. Bot. Inst. Würzburg 2. Bd. 1882 pag. 500.

[3] Detmer, Das Wesen des Stoffwechselprocesses im vegetabil. Organismus. in: Jahrb. Wiss. Bot. 12. Bd. 1881 pag. 237 ff.



Digitized by Google

dass sie dem Zerfall lebendiger Plasmatheilchen entspringt, und dass die bei der Athmung verbrauchten Stoffe, sowie der Sauerstoff erst secundär in den Process hineingezogen werden, wo sie zur Ausfüllung der beim Zerfall dienenden Lücken dienen. Dem gegenüber steht die Vorstellung, dass die Athmung auf einer mehr oder weniger directen, durch das lebende Protoplasma vermittelten Oxydation beruht. Dass die erstgenannte Vorstellung mit gewissen Erfahrungen über die intramoleculäre Athmung nicht vereinbar ist, wurde von PFEFFER[1] ausgeführt; u. A. handelt es sich um Erfahrungen an Schimmelpilzen, die bei Anwesenheit vergährungsfähigen Zuckers zu intramoleculärer Athmung im sauerstofffreien Raume befähigt sind, dagegen die Kohlensäureausgabe zugleich mit Entziehung des Sauerstoffes sistiren, sofern sie in anderer, bei Sauerstoffzutritt völlig ausreichender Weise ernährt werden.

In Fällen, wie sie bei Schwefelbacterien und nitrificirenden Bacterien vorliegen, dürfte schon die Beschaffenheit der Ausgangs- und Endproducte für die Vorstellung sprechen, dass die Athmung wesentlich in der Vermittelung der Oxydation besteht, und für die Annahme eines dabei stattfindenden Zerfalles lebender Theilchen zum mindesten keine Veranlassung besteht.

Übrigens spricht im vorliegenden Falle ein Umstand für eine ziemlich direct vor sich gehende Oxydation des Thiosulfates; nämlich das Auftreten von Tetrathionsäure als Oxydationsproduct, das wir in gleicher Weise bei der Einwirkung von Jod und auch von Persulfaten[2] auf Thiosulfate entstehen sehen. Von vorn herein wäre es ja auch denkbar gewesen, dass die Thätigkeit des Protoplasmas sich in diesem Falle auf die Zerlegung des Thiosulfates in autoxydable Stoffe beschränkte, wie etwa schwefligsaures Salz und Schwefelwasserstoff; dann hätten wir aber als Oxydationsproduct nur Schwefelsäure zu erwarten gehabt.

Etwas Entscheidendes über die Mechanik der Oxydation vermag ich nicht beizubringen, und darum erscheint auch die allseitige Erörterung der sich dafür ergebenden Möglichkeiten nicht geboten[3]. Ich will nur auf einen Punkt hinweisen, der sich an unsere Beobachtungen über die extracelluläre Oxydation anschließt.

[1] PFEFFER, Über intramoleculare Athmung. in: Unters. Bot. Inst. Tübingen 1. Bd. 1885 pag. 656 ff.

[2] MARSHALL, Darstellung von Persulfaten. in: Journ. Soc. Chem. Ind. Vol. 16; Ref. in: Chem. Centralbl. 1897? pag. 173.

[3] Vgl. darüber PFEFFER, Intramoleculare Athmung l. pag. 676 c. pag. 673 ff.; Oxydationsvorgänge l. pag. 675 c. pag. 480 ff.; Pflanzenphysiologie pag. 547 ff.

Digitized by Google

Activirter Sauerstoff als Ursache der Athmung ist schon von SCHÖNBEIN angenommen worden. Dagegen hat PFEFFER[1] an einer Reihe von Objecten das dauernde Fehlen activirten Sauerstoffes im Protoplasma nachgewiesen: das geschah 1) durch die Beobachtung, dass die Aufnahme geringer Mengen von Wasserstoffsuperoxyd in einigen Zellen Reactionen hervorruft, die normal nicht eintreten; 2) dadurch, dass Cyanin sich im lebenden Protoplasma erhält, aber darin momentan bei Darbietung verdünnter Lösungen von $H_2O_2$ entfärbt wird.

Wenn wir nun in unserem Falle die Existenz activirten Sauerstoffes in der Culturflüssigkeit mit Bestimmtheit nachgewiesen haben, so lässt sich daraus nichts Sicheres über die Verhältnisse in der Zelle, über die Bedeutung dieser Thatsache für die Athmungsmechanik entnehmen. Es handelt sich, wie schon angedeutet, vielleicht um ein accessorisch gebildetes Peroxyd. Doch dürfen wir die Möglichkeit nicht außer Acht lassen, dass in diesen Fällen, wo es sich um die Verathmung anorganischen Materials handelt, vielleicht andere Verhältnisse obwalten, als bei den übrigen Pflanzen. In wie weit eine Fortsetzung dieser Versuche möglich und beabsichtigt ist, wurde oben bereits angedeutet.

Wir haben uns jetzt der Besprechung eines anderen auf den abbauenden Stoffwechsel bezüglichen Punktes zuzuwenden. Wir sahen, dass wir zum mindesten mit sehr großer Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, dass die Oxydationsthätigkeit unserer Bacterien sich auf das anorganische Nährmaterial erstreckt; dass ferner für die Annahme eines damit verknüpften Zerfalles lebendiger Theilchen kein Grund vorhanden ist. Es fragt sich nun, ob mit jener Oxydation der abbauende Stoffwechsel in seinem gesammten Umfange gegeben ist, oder ob noch ein Glied hinzutritt, das heute vielfach als mit den Lebensvorgängen untrennbar verknüpft hingestellt wird: der Eiweißzerfall. So bezeichnet z. B. REINKE[2] den Eiweißzerfall als eine ganz allgemeine Kraftquelle der lebenden Organismen, viel allgemeiner noch als die Sauerstoffathmung, weil er auch den anaëroben Organismen zukommt. Dem gegenüber ist es nicht unangebracht, einen Blick auf das zu werfen, was wir thatsächlich über den Eiweißzerfall bei den Pflanzen wissen, und uns im Anschluss daran zu fragen, ob wir wirklich dazu berechtigt sind,

[1] Oxydationsvorgänge l. pag. 675 c. pag. 430 ff.

[2] REINKE, Theoretische Biologie pag. 290.



Digitized by Google

ihn als nothwendiges Glied in der Kette der Lebensprocesse anzusehen.

Unsere Kenntnisse vom Zerfall der Eiweißkörper in der Pflanze nehmen im Wesentlichen ihren Ausgang von einer Untersuchung PFEFFER's[1] an keimenden Leguminosensamen. Wie sich daran die zahlreichen Arbeiten von E. SCHULZE und seinen Schülern schlossen und Aufklärung über die Modalitäten dieses Processes brachten, ist bekannt. So sehr aber durch all diese Arbeiten die Stoffwechselphysiologie der Pflanzen gefördert worden ist — sie den allgemeinen physiologischen Vorstellungen über den Eiweißzerfall im Protoplasma zu Grunde legen zu wollen, wie es z. B. DETMER[2] gethan hat, wäre verfehlt. Denn es handelt sich dabei um nichts Anderes als um die Mobilisirung von Reservestoffen; in jüngster Zeit zeigte ja E. SCHULZE[3], dass das Wesen des gesammten Processes in der Spaltung der Eiweißkörper und synthetischen Bildung eines für Speicherung und Wanderung geeigneten Stoffes, eben des Asparagins besteht, wie gleichzeitig in den keimenden Samen die Stärke hydrolysirt, und aus den Producten der Hydrolyse Rohrzucker synthetisch dargestellt wird.

Scheiden wir nun alle die Arbeiten aus, die sich auf die Mobilisirung der Reserveeiweißstoffe beziehen, so bleibt herzlich wenig zurück. Das hat seinen guten Grund: das Studium des Eiweißzerfalles in der erwachsenen Pflanze begegnet der principiellen Schwierigkeit, die in ihrer Fähigkeit der Eiweißsynthese begründet liegt; und so ist es a priori sehr wohl denkbar, dass ein fortdauernder Zerfall und Wiederaufbau stattfindet, der unserer Beobachtung entzogen bleibt.

Erst dann wird das Auftreten von Eiweißzerfallsproducten nachweisbar, wenn wir der Pflanze die Möglichkeit zum Wiederaufbau der Eiweißkörper nehmen. Das erreichte BORODIN[4] dadurch, dass er grüne Sprosse ins Dunkle brachte und nach einiger Zeit die Anhäufung von Asparagin nachweisen konnte. Diesen Versuchen gegenüber müssen wir aber fragen, ob nicht gerade durch den Umstand, der im Dunkeln die Wiederbildung der Eiweißkörper verhindert, nämlich den sich bald einstellenden relativen Mangel an Kohle-

[1] PFEFFER, Untersuchungen über die Proteïnkörner. in: Jahrb. Wiss. Bot. 8. Bd. 1872 pag. 429.

[2] l. c.

[3] E. SCHULZE, Über den Umsatz der Eiweißstoffe in den höheren Pflanzen. in: Zeit. Phys. Chemie 30. Bd. 1900 pag. 306.

[4] BORODIN. in: Bot. Zeit. 1878 pag. 801.

Digitized by Google

hydraten, erst regulatorisch der Zerfall der Eiweißstoffe ausgelöst wird; die Erfahrungen am Körper der höheren Thiere, wo reichlicher Verbrauch der Kohlehydrate den Eiweißzerfall einschränkt, sprechen für diese Deutung.

Wenn also auch diese Versuche einen sicheren Schluss nicht zu ziehen erlauben, so spricht endlich eine dritte Gruppe von Thatsachen deutlich gegen die Annahme eines fortdauernden Eiweißzerfalles. Zaleski[1] fand, dass in Zwiebeln zu gewissen Zeiten der Aufbau von Eiweißstoffen aus gespeicherten Amiden und Kohlehydraten rasch erfolgt. Wurden aber derartige Objecte in den sauerstofffreien Raum versetzt, so blieb ihr Eiweißgehalt constant. Zaleski zieht daraus den Schluss, dass die Fähigkeit zur Eiweißsynthese an die Fortdauer der Sauerstoffathmung gebunden ist. Daraus würde sich aber auch die weitere Consequenz ergeben, dass in den intramolecular athmenden Zwiebeln kein Eiweißzerfall erfolgt, der sich sonst durch eine Abnahme der Gesammtmenge der Eiweißkörper hätte bemerklich machen müssen. In gleicher Weise wären ältere Versuche Palladin's[2] zu deuten, wo der Eiweißgehalt intramolecular athmender Weizenkeimlinge keine nachweisbaren Veränderungen erfuhr. Wollten wir aber die Annahme machen, dass der »physiologische Eiweißzerfall« in einer Weise erfolgt, welche den Wiederaufbau auch im O-freien Raume erlaubt, so würden wir uns ganz vom Boden der Thatsachen entfernen.

Mit diesen Ausführungen soll keineswegs die Möglichkeit des »physiologischen« Zerfalls der Eiweißkörper geleugnet werden; ich wollte nur andeuten, dass zwingende Gründe oder auch nur Argumente für die Annahme eines derartigen Vorganges in der Pflanze zur Zeit nicht vorliegen; jedenfalls bedarf es kritischer Untersuchungen auf diesem Gebiete.

Wenn ich also der Ansicht zuneige, dass in den Schwefelbacterien und ähnlichen Organismen die Oxydation der anorganischen Substanz wirklich das einzige Glied des abbauenden Stoffwechsels darstellt, so möchte ich damit nicht einer allzu »einfachen« und groben Vorstellung dieses Processes das Wort reden. Die Thatsache der chemosynthetischen Kohlensäure-Assimilation lehrt, wie mir scheint, eben so wie jede andere unter Aufwand chemischer Arbeit

[1] Zaleski in: Ber. d. D. Bot. Ges. 16. Bd. 1898 pag. 146 und 19. Bd. 1901 pag. 331.

[2] Palladin, Über Eiweißzersetzung in den Pflanzen bei Abwesenheit von Sauerstoff. ibid. 6. Bd. 1888 pag. 205 ff.

Digitized by Google

vor sich gehende Synthese, dass die bei der Oxydation frei werdende Energie wenigstens zum Theil nicht als Wärme auftritt, sondern sofort transformirt und dazu verwendet wird, Körper von hohem chemischem Energiepotential zu schaffen. Daraus dürfte folgen, dass die Oxydation nicht in der das Plasma durchtränkenden Flüssigkeit, etwa durch ausgeschiedene Enzyme, erfolgt, sondern im engsten Verbande mit den lebenden, zur Energietransformation befähigten Theilchen vor sich geht. Sich diese Vorgänge näher ausmalen zu wollen, wäre müßig; ich will nur daran erinnern, dass offenbar für die Transformation chemischer Energie in mechanische Ähnliches gilt. Zwar wissen wir über diese Transformation in der Pflanze nichts, denn hier ist die nach außen geleistete Arbeit gering, und von der Innenarbeit des Protoplasmas haben wir gar keine Vorstellung. Wenn also in den Untersuchungen RODEWALD's[1] unter Umständen die ganze bei der Athmung freiwerdende Energie als Wärme zum Vorschein kam, so ist daraus nicht zu entnehmen, ob diese direct den chemischen Vorgängen entstammt, oder ob die chemische Energie zuerst in actuelle mechanische verwandelt worden war. Dass aber im thierischen Körper die Annahme einer directen Verwandlung chemischer Energie in mechanische nothwendig ist, weil sich sonst kaum haltbare Consequenzen ergeben würden, hat namentlich FICK[2] betont, der sich seinerseits aus diesem Grunde der PFLÜGER'schen Vorstellung vom Zerfall lebendiger Theilchen bei der Athmung anschloss.

Neapel, Zoologische Station, Juli 1902.

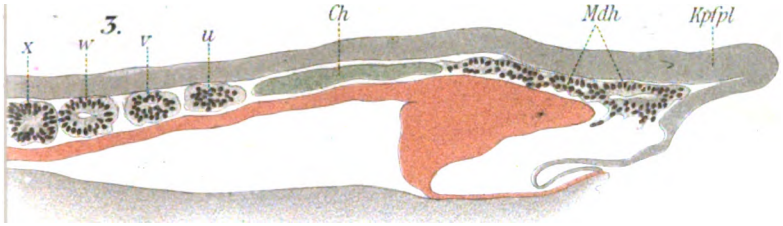
---

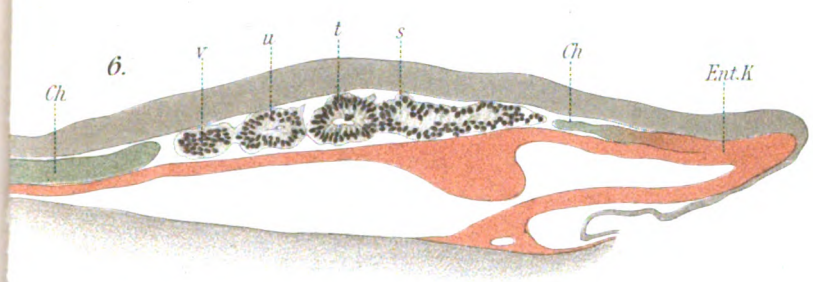
[1] RODEWALD, Quantitative Untersuchungen über die Wärme- und Kohlensäureabgabe etc. in: Jahrb. Wiss. Bot. 18. Bd. 1887 pag. 263, und die folgenden Abhandlungen in Bd. 19 u. 20 dieser Zeitschrift.

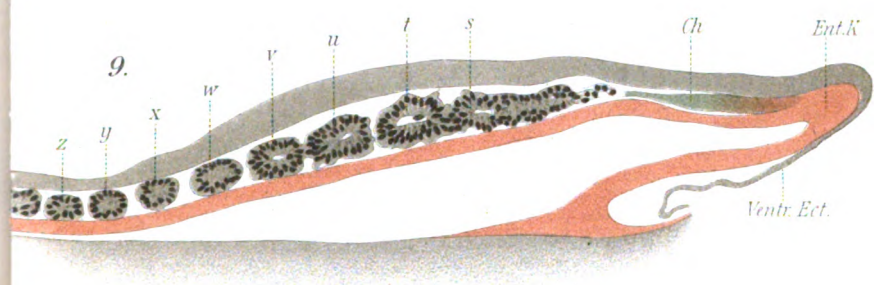
[2] FICK, Einige Bemerkungen zu ENGELMANN's Abhandlung etc. in: Arch. Gesammte Phys. 53. Bd. 1892 pag. 606 ff.

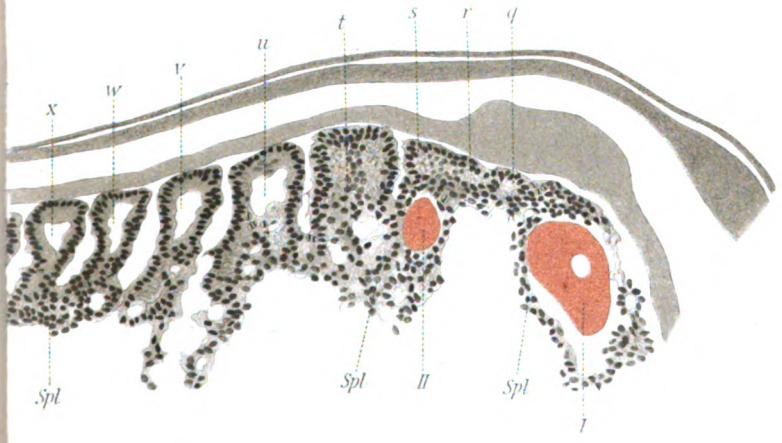
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Digitized by Google




lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

Digitized by Google

Digitized by Google

# MITTHEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

**15. BAND.**

4. HEFT.

MIT 11 TAFELN UND EINER FIGUR IM TEXT.

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1902.

*Ausgegeben den 29. December 1902.*

Digitized by Google

# Inhalt.


Seite

Magnus, R., Die Die Bedeutung des Ganglions bei Ciona intestinalis. (Mit einer Figur im Text.) . . . . . 483

Legros, Robert, Contribution à l'étude de l'Appareil vasculaire de l'Amphioxus. Ciculation des parois du corps. (Avec les planches 20 à 23.) . . . . . 487

Dohrn, Anton, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 22. Weitere Beiträge zur Beurtheilung der Occipitalregion und der Ganglienleiste der Selachier. (Mit Tafel 24—30.) . . . . . 555

Nathansohn, Alexander, Über eine neue Gruppe von Schwefelbacterien und ihren Stoffwechsel. . . . . 655


Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separatabzüge.


**Verlag von R. Friedländer & Sohn, Berlin N.W. 6, Carlstraße 11.**

In unserem Verlage ist soeben erschienen:

# Das Tierreich.

**Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen.**

In Verbindung mit der **Deutschen Zoologischen Gesellschaft**
herausgegeben von der
**Königl. Preufsischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin.**

Generalredakteur: **Franz Eilhard Schulze.**

16. Lieferung:

## Mollusca

Redakteur: W. Kobelt.

## Cyclophoridae

bearbeitet von

W. Kobelt (in Schwanheim).

XXXIX und 662 Seiten mit 110 Abbildungen und 1 Landkarte.
Subskriptionspreis 32 ℳ. — Einzelpreis 42 ℳ.

Die Herausgabe erfolgt in Lieferungen in groß Lexicon-Octav, mit Abbildungen, in sorgfältigster Ausstattung. Die Lieferungen erscheinen unabhängig von einer systematischen Folge; nach Abschluss einer jeden Hauptabtheilung wird ein Gesammtregister gegeben.

Bisher sind erschienen:

1. Lieferung. (Aves.) **Podargidae, Caprimulgidae** und **Macropterygidae.** Bearbeitet von E. Hartert (Tring). VIII und 98 Seiten mit 16 Abbildungen und 1 Beilage (Terminologie des Vogelkörpers von A. Reichenow. 4 Seiten mit 1 Abbildung). 1897 II.
**Subskriptionspreis ℳ 4.50. — Einzelpreis ℳ 7.—.**

2. Lieferung. (Aves.) **Paradiseidae.** Bearbeitet von The Hon. Walter Rothschild. VI und 52 Seiten mit 15 Abbildungen. 1898 IV.
**Subskriptionspreis ℳ 2.80. — Einzelpreis ℳ 3.60.**

3. Lieferung. (Acarina.) **Oribatidae.** Bearbeitet von A. D. Michael (London). XII und 93 Seiten mit 15 Abbildungen. 1898 VII.
**Subskriptionspreis ℳ 4.50. — Einzelpreis ℳ 6.80.**

*Fortsetzung auf der 3. Umschlagseite.*


Digitized by Google

4. Lieferung. (Acarina.) **Eriophyidae (Phytoptidae).** Bearbeitet von A. Nalepa (Wien). IX und 74 Seiten mit 3 Abbildungen. 1898 VIII.
**Subskriptionspreis ℳ 3.80. — Einzelpreis ℳ 5.—.**

5. Lieferung. (Protozoa.) **Sporozoa.** Bearbeitet von Alphonse Labbé (Paris). XX und 180 Seiten mit 196 Abbildungen. 1899 VII.
**Subskriptionspreis ℳ 8.80. — Einzelpreis ℳ 12.—.**

6. Lieferung. (Crustacea.) **Copepoda,** I. Gymnoplea. Bearbeitet von W. Giesbrecht (Neapel) und O. Schmeil (Magdeburg). XVI und 169 Seiten mit 31 Abbildungen. 1898 XII.
**Subskriptionspreis ℳ 8.40. — Einzelpreis ℳ 11.—.**

7. Lieferung. (Acarina.) **Demodicidae** und **Sarcoptidae.** Bearbeitet von G. Canestrini (Padua) und P. Kramer (Magdeburg). XVI und 193 Seiten mit 31 Abbildungen. 1899 IV.
**Subskriptionspreis ℳ 9.20. — Einzelpreis ℳ 12.—.**

8. Lieferung. (Arachnoidea.) **Scorpiones** und **Pedipalpi.** Bearbeitet von K. Kraepelin (Hamburg). XVIII und 265 Seiten mit 94 Abbildungen. 1899 III.
**Subskriptionspreis ℳ 12.60. — Einzelpreis ℳ 17.—.**

9. Lieferung. (Aves). **Trochilidae.** Bearbeitet von E. Hartert (Tring). IX und 254 Seiten mit 34 Abbildungen. 1900 II.
**Subskriptionspreis ℳ 12.—. — Einzelpreis ℳ 16.—.**

10. Lieferung. (Vermes.) **Oligochaeta.** Bearbeitet von W. Michaelsen (Hamburg). XXIX und 575 Seiten mit 13 Abbildungen. 1900 X.
**Subskriptionspreis ℳ 26.60. — Einzelpreis ℳ 35.—.**

11. Lieferung. (Orthoptera.) **Forficulidae** und **Hemimeridae.** Bearbeitet von A. de Bormans (Turin) und H. Krauss (Tübingen). XV und 142 Seiten mit 47 Abbildungen. 1900 XI.
**Subskriptionspreis ℳ 7.—. — Einzelpreis ℳ 9.—.**

12. Lieferung. (Arachnoidea.) **Palpigradi** und **Solifugae.** Bearbeitet von Prof. Dr. Karl Kraepelin, Direktor des Naturhistorischen Museums in Hamburg. XI und 159 Seiten mit 118 Abbildungen. 1901 II.
**Subskriptionspreis ℳ 8.—. — Einzelpreis ℳ 10.—.**

13. Lieferung. (Acarina.) **Hydrachnidae** und **Halacaridae.** Bearbeitet von R. Piersig (Annaberg) und H. Lohmann (Kiel). XVIII und 336 Seiten mit 87 Abbildungen. 1901 VI.
**Subskriptionspreis ℳ 16.—. — Einzelpreis ℳ 21.—.**

14. Lieferung. (Lepidoptera.) **Libytheidae.** Bearbeitet von Dr. A. Pagenstecher (Wiesbaden). IX und 18 Seiten mit 4 Abbildungen. 1901 II.
**Subskriptionspreis ℳ 1.50. — Einzelpreis ℳ 2.—.**

15. Lieferung. (Aves.) **Zosteropidae.** Bearbeitet von Dr. Otto Finsch (Leiden). XIV und 55 Seiten mit 32 Abbildungen. 1901 II.
**Subskriptionspreis ℳ 3.60. — Einzelpreis ℳ 4.80.**

17. Lieferung. (Lepidoptera.) **Callidulidae.** Bearbeitet von Dr. A. Pagenstecher (Wiesbaden). IX und 25 Seiten mit 19 Abbildungen. 1902. IV.
**Subskriptionspreis ℳ 2.—. — Einzelpreis ℳ 3.—.**

Im Druck befindet sich:

18. Lieferung. (Aves.) **Paridae, Corthilidae** und **Sittidae.** Bearbeitet von C. E. Hellmayr (Wien).

Ferner gehen demnächst in Druck: **Cyclostomatidae, Acmidae, Geomelanidae** und **Truncatellidae,** bearbeitet von W. Kobelt. — **Amphipoda I.,** bearbeitet von T. Stebbing. — **Tetraxonia,** bearbeitet von R. v. Lendenfeld.

---

Es wird ersucht, Subskriptions-Anmeldungen — eine Subskription gilt für alle innerhalb eines Zeitraumes von 5 Jahren erscheinenden Lieferungen — baldigst an die unterzeichnete Verlags-Buchhandlung direkt, oder durch Vermittelung anderer Buchhandlungen zu richten.

**Berlin,** Dezember 1902.
N. W., Carlstraße 11.

**R. Friedländer & Sohn.**

Digitized by Google

Verlag von R. Friedländer & Sohn in Berlin N. W., Carlstraße 11.

# Fauna und Flora des Golfes von Neapel.

**Faune et Flore du Golfe de Naples.**

Bereits erschienen: — Ont déjà paru:

| | | |
|---|---|---|
| Jahrg. 1. Année | 1. | **Ctenophoren,** von C. Chun. 1880. 313 S. mit 18 Taf. (Vergriffen — Épuisé.) |
| | 2. | **Fierasfer,** per C. Emery. 1880. 76 S. mit 9 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.) |
| 2. | 3. | **Pantopoden,** von A. Dohrn. 1881. 252 S. mit 18 Tafeln. 60 ℳ — 75 Fr. |
| | 4. | **Corallinenalgen,** von H. zu Solms-Laubach. 1881. 64 S. mit 3 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.) |
| 3. | 5. | **Chetognati,** per B. Grassi. 1883. 126 S. mit 13 Tafeln. 25 ℳ — 31,25 Fr. |
| | 6. | **Caprelliden,** von P. Mayer. 1882. 201 S. mit 10 Tafeln. 30 ℳ — 37,50 Fr. |
| | 7. | **Cystoseirae,** per R. Valiante. 1883. 30 S. mit 15 Tafeln. 30 ℳ — 37,50 Fr. |
| | 8. | **Bangiaceen,** von G. Berthold. 1882. 28 S. mit 1 Tafel. 6 ℳ — 7,50 Fr. |
| | 9. | **Attinie,** per A. Andres. Vol. I. 1884. 459 S. mit 13 Tafeln. 80 ℳ — 100 Fr. |
| 4. 5. | 10. | **Doliolum,** von B. Uljanin. 1884. 140 S. mit 12 Tafeln. 40 ℳ — 50 Fr. |
| | 11. | **Polycladen,** von A. Lang. 1884. 688 S. mit 39 Taf. 120 ℳ — 150 Fr. |
| | 12. | **Cryptonemiaceen,** von G. Berthold. 1884. 27 S. mit 8 Taf. 40 ℳ — 50 Fr. |
| 6. | 13. | **Koloniebildende Radiolarien,** von K. Brandt. 1885. 276 S. mit 8 Tafeln. 40 ℳ — 50 Fr. |
| | 14. | **Polygordius,** par J. Fraipont. 1887. 125 S. mit 16 Tafeln. 40 ℳ — 50 Fr. |
| 7. 8. | 15. | **Gorgoniden,** von G. v. Koch. 1887. 99 S. mit 10 Tafeln. 40 ℳ — 50 Fr. |
| | 16. | **Capitelliden,** von H. Eisig. 1887. 906 S. mit 37 Taf. 120 ℳ — 150 Fr. |
| 9. | 17. | **Caprelliden,** von P. Mayer. Nachtrag. 1890. 157 S. mit 7 Taf. 24 ℳ — 30 Fr |
| | 18. | **Enteropneusten,** v. J. W. Spengel. 1893. 756 S. m. 37 Taf. 150 ℳ — 187,50 Fr. |
| 10—12. | 19. | **Pelagische Copepoden,** von W. Giesbrecht. 1892. 831 S. mit 54 Tafeln. 150 ℳ — 187,50 Fr. |
| | 20. | **Gammarini,** per A. Della Valle. 1893. 948 S. m. 61 Taf. 150 ℳ — 187,50 Fr. |
| 13. | 21. | **Ostracoden,** von G. W. Müller. 1894. 399 S. m. 40 Taf. 100 ℳ — 125 Fr. |
| 14—16. | 22. | **Nemertinen,** von O. Bürger. 1895. 743 S. mit 31 Tafeln. 120 ℳ — 150 Fr. |
| | 23. | **Cefalopodi,** per G. Jatta. 1896. 268 S. mit 31 Tafeln. 120 ℳ — 150 Fr. |
| 17. | 24. | **Seesterne,** von H. Ludwig. 1897. 491 S. mit 12 Taf. 100 ℳ — 125 Fr. |
| 18.19. | 25. | **Asterocheriden,** von W. Giesbrecht. 1899. 217 S. m. 11 Taf. 80 ℳ — 100 Fr. |
| | 26. | **Rhodomelaceen,** von P. Falkenberg. 1900. 776 Seiten mit 24 Tafeln. 120 ℳ — 150 Fr. |
| 20. | 27. | **Mytiliden,** von Th. List. 1902. 312 Seiten mit 22 Tafeln. 120 ℳ — 150 Fr. |

In Vorbereitung: — En préparation; **Non-calcareous Sponges,** by G. C. J. Vosmaer.

Bei Subskription auf wenigstens 5 Jahrgänge beträgt der Preis für den Jahrgang 50 ℳ.
Pour les souscripteurs de 5 années au moins, le prix est fixé à 62,50 Fr. par année.

# Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel.

Vollständig erschienen die Bände: — Ont paru les volumes:

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| I. | 1878—79. | 592 | Seiten | mit | 18 | Tafeln | 20 ℳ | IX. | 1889—91 | 676 | Seiten | mit | 25 Tafeln. 53 ℳ |
| II. | 1880—81. | 530 | » | » | 20 | » | 29 ℳ | Diese 9 Bände zusammen 441 ℳ = 551,25 Fr. | | | | | |
| III. | 1881—82. | 602 | » | » | 26 | » | 41 ℳ | X. | 1891—93. | 680 | Seiten | mit | 40 Tafeln. 76 ℳ |
| IV. | 1883. | 522 | » | » | 40 | » | 59 ℳ | XI. | 1893—95. | 694 | » | » | 24 » 58 ℳ |
| V. | 1884. | 580 | » | » | 32 | » | 56 ℳ | XII. | 1895—97. | 772 | » | » | 31 » 72 ℳ |
| VI. | 1885—86. | 756 | » | » | 33 | » | 68 ℳ | XIII. | 1898—99. | 773 | » | » | 13 » 43 ℳ |
| VII. | 1886—87. | 748 | » | » | 27 | » | 56 ℳ | XIV. | 1900—01. | 629 | » | » | 18 » 44 ℳ |
| VIII. | 1888. | 662 | » | » | 25 | » | 55 ℳ | | | | | | |

Bei Bezug der ersten 9 Bände wird deren Preis auf die Hälfte ermässigt. — Pour les acheteurs des volumes 1 à 9 le prix en sera réduit de moitié.

# Zoologischer Jahresbericht.

Erschienen sind die Berichte für: — Ont paru les comptes-rendus pour:

| | | | |
|---|---|---|---|
| Zoolog. Jahresber. f. | 1879. | Pr. 32 ℳ. | 40,— Fr. |
| » » | 1880. | » 31 ℳ. | 38,75 Fr. |
| » » | 1881. | » 31 ℳ. | 38,75 Fr. |
| » » | 1882. | » 32 ℳ. | 40.— Fr. |
| » » | 1883. | » 34 ℳ. | 42,50 Fr. |
| Zoolog. Jahresber. f. | 1884. | Pr. 36 ℳ. | 45 Fr. |
| » » | 1885. | » 36 ℳ. | 45 Fr. |

Zoolog. Jahresber. für 1886—1901, Preis jedes Jahrg. (Bandes) 24 ℳ. Chaque année 30 Fr.

## Autoren- und Sachregister zu den Jahresberichten für 1886—90,

bearbeitet von **P. Schiemenz** und **E. Schoebel.** Preis 16 ℳ — 20 Fr.

Bei Bezug der Jahrgänge 1879—1885 incl. beträgt der Preis derselben nur die Hälfte, also 116 ℳ. — Pour les acheteurs des annés 1879—1885 incl., le prix en sera réduit de moitié, à 145 Fr.

Unter der Presse: Autorenregister zu den Jahresberichten 1891—1900.

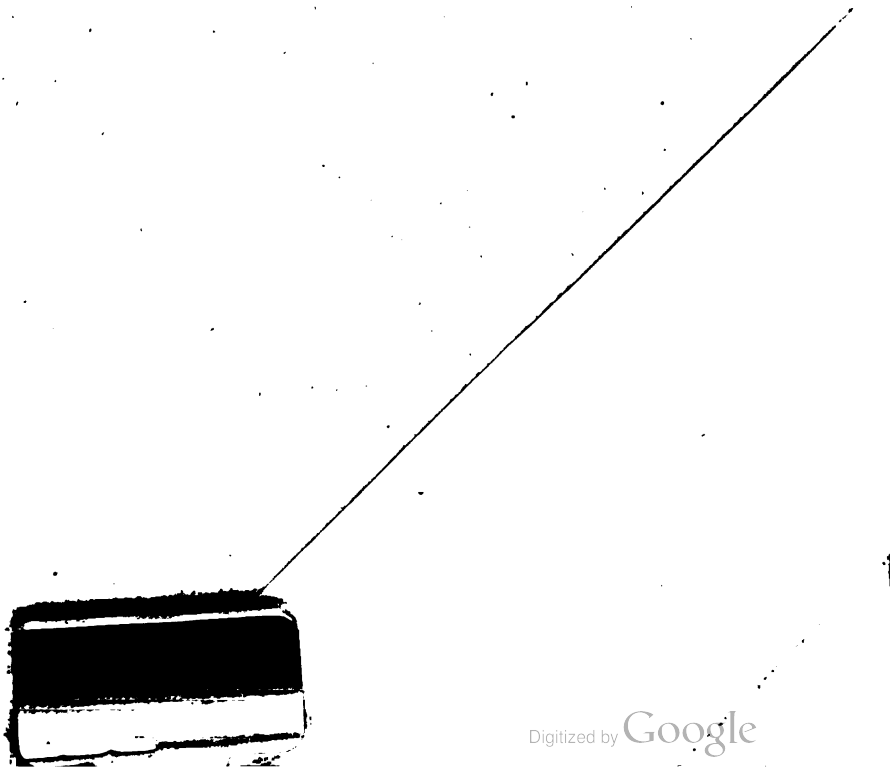
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

...ND IN LIBRARY.
JUN 30 1904



Digitized by Google

Digitized by Google